



*Archiv für Protistenkunde*

ARC 0872

HARVARD UNIVERSITY



LIBRARY

OF THE

**Museum of Comparative Zoology**



# Archiv für Protistenkunde.

Herausgegeben

von

**Fritz Schaudinn**

Halensee bei Berlin.

Sechster Band.

Mit 17 Tafeln und 77 Textfiguren.



JENA.

Verlag von Gustav Fischer.

1905.



Alle Rechte vorbehalten.

# Inhaltsübersicht.

## Erstes Heft.

	<u>Seite</u>
SCHUBOTZ, HERMANN: Beiträge zur Kenntnis der <i>Amoeba blattae</i> (BÜTSCHLI) und <i>Amoeba proteus</i> (PALL.). (Mit Tafel I u. II) . . . . .	1
SCHUBERG, AUGUST U. OLAV SCHRÖDER: Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle. (Mit Tafel III) . . . . .	47
SCHUBERG, A.: Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. (Mit Tafel IV u. V) . . . . .	61
HAMBURGER, CLARA: Zur Kenntnis der <i>Dunaliella salina</i> und einer Amöbe aus Salinenwasser von Cagliari. (Mit Tafel VI und 7 Textfiguren) . . . . .	111
Literaturliste . . . . .	131

## Zweites Heft.

NERESHEIMER, EUGEN: Über vegetative Kernveränderungen bei <i>Amoeba doffeini</i> nov. sp. (Mit Tafel VII und 13 Textfiguren) . . . . .	147
MOROFF, TH. U. J. FIEDIGER: Über <i>Eimeria subepithelialis</i> n. sp. (Mit Tafel VIII) . . . . .	167
PENARD, E.: Observations sur les Amibes à pellicule. (Mit 20 Textfiguren) . . . . .	175
FAURÉ-FREMIET, EMMANUEL: La structure de l'appareil fixateur chez les Vorticellides. (Mit 13 Textfiguren) . . . . .	207

## Drittes Heft.

ARCISOVSKIJ, V.: Über das Zoopurpurin, ein neues Pigment der Protozoen ( <i>Blepharisma lateritium</i> [EHRB.]). (Mit 1 Textfigur) . . . . .	227
L'ECCELI, J.: Sur l' <i>Anchorina sagittata</i> LEUCK., parasite de la <i>Capitella capitata</i> O. FABR. (Mit Tafel IX u. X und 1 Textfigur) . . . . .	230
BRANDT, K.: Beiträge zur Kenntnis der Colliden. (Mit Tafel XI—XIV und 12 Textfiguren) . . . . .	245
CAULLERY, MAURICE U. FÉLIX MESNIL: Recherches sur les Actinomyxidiés. (Mit Tafel XV und 7 Textfiguren) . . . . .	272
SCHNITZLER, H.: Über die Fortpflanzung von <i>Clepsidrina ovata</i> . (Mit Tafel XVI u. XVII und 3 Textfiguren) . . . . .	309
Literaturliste . . . . .	334

17,352.

# Archiv für Protistenkunde.

Herausgegeben

von

**Fritz Schaudinn**

Halensee bei Berlin.

Sechster Band. Erstes Heft.

Mit 6 Tafeln und 7 Textfiguren.



JENA,  
Verlag von Gustav Fischer.  
1905.

# Inhalt.

SCHUBOTZ, HERMANN: Beiträge zur Kenntnis der <i>Amoeba blattae</i> (Bütschli) und <i>Amoeba proteus</i> (Pall.). (Mit Tafel I u. II)	1
SCHUBOTZ, A. und O. SCHUBOTZ: Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle ( <i>Myxobolus neurobius</i> n. sp. u. <i>Henneguya nassini</i> n. sp.) (Mit Tafel III)	47
SCHUBOTZ, A.: Über Cilien und Trichocyten einiger Infusorien. (Mit Tafel IV u. V)	61
HAMBURG, GRAY: Zur Kenntnis der <i>Dunaliella salina</i> und einer Amöbe aus Salzwasser von Cagliari. (Mit Tafel VI und 7 Textfiguren)	111
Bibliographische Liste	131

Zuschriften an die Redaktion sind zu richten an Herrn Dr. Fritz Schaudinn, Hallesche Str. 10, Berlin, Königstrasse 128.

Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

## Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Elaps horus* Merr.)

Teil I: Die Entwicklung vom Auftreten der ersten Furchen bis zum Schlusse des Amnions. Bearbeitet von Dr. Emil Ballerwitz, a. o. Professor der Anatomie und Direktor des anatomischen Institut der Universität Greifswald. Mit 10 lithographischen Tafeln u. 30 Textfiguren. 1901. Preis: 40 Mark.

## Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden.

Von Dr. Friedrich Buchmann, Pfl. an der Universität Tübingen. Erster Teil: Mit 7 Tafeln u. 7 Blatt Erklärungen. 1892. Preis: 25 Mark. Zweiter Teil: Die Anatomie von Disciniscus Lamellosus Bröderup und Lingula Anatina Bruguière. Mit einem Atlas von 12 lithograph. Tafeln und 11 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 30 Mark. Preis für das vollständige Werk 55 Mark.

## Zellen-Studien. Von Dr. Theodor Boveri, Professor an der Universität Würzburg.

Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) Mit 4 lithograph. Tafeln. 1887. Preis: 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) Mit 5 lithographischen Tafeln. 1888. Preis: 7 Mark 50 Pf. — Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung des Richtungskörpers und bei der Befruchtung. Mit 3 lithographischen Tafeln. 1890. Preis: 4 Mark. — Heft IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren. 1901. Preis: 15 Mark. Heft V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Preis: 4 Mark.

## Das Problem der Befruchtung. Von Dr. Theodor Boveri, Prof. an der Universität Würzburg.

Mit 19 Abbildungen im Text. 1902. Preis: 1 Mark 80 Pf.

## Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Von Dr. Theodor Boveri, Professor an der Universität Würzburg.

Mit 11 Abbildungen im Text. 1904. Preis: 2 Mark 30 Pf.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Beiträge zur Kenntnis der *Amoeba blattae* (BÜTSCHLI) und *Amoeba proteus* (PALL.).

Von  
Hermann Schubotz (Heidelberg).

(Hierzu Tafel I u. II.)

## Historisches.

Unser tatsächliches Wissen über die Amöben ist trotz des großen Umfanges, den die Literatur über diese verhältnismäßig kleine Gruppe der Sarcodinen erreicht hat, ein sehr unvollkommenes geblieben. Die Schwierigkeit der zu lösenden Fragen liegt eben darin, daß sie gleichbedeutend sind mit den Grundproblemen der biologischen Forschung überhaupt, den Problemen der Physiologie der Zelle und des Baues der lebenden Substanz. Auch unsere Kenntnisse von der Fortpflanzung der Amöben sind noch weniger erschöpfend; vielmehr machen die neuesten Erfahrungen auf diesem Gebiete eine viel größere Kompliziertheit des Entwicklungszyklus wahrscheinlich, als bisher angenommen wurde. Allgemein verbreitet ist die Ansicht von der Vermehrung der Amöben durch Zweiteilung; und dennoch finden sich in der gesamten Literatur nur vier Arbeiten, die diesen Vorgang in klarer und eindeutiger Weise schildern. Es sind dies die in die Lehrbücher übergegangene Darstellung der Teilung der *Amoeba polypodia* von F. E. SCHULZE (74), die Arbeiten SCHAUDINN's über die Teilung der *Amoeba hinucleata* und *crystalligera* und die in neuester Zeit erschienene vorläufige Mitteilung AWERINZEFF's über die Teilung der *Amoeba proteus*. Die Arbeit SCHULZE's setze ich als bekannt voraus und gehe deshalb nicht näher auf sie ein. Sie blieb lange Zeit die einzige gute und eindeutige Beobachtung einer direkten Zweiteilung. Erst 1894 gelang es SCHAUDINN, an der einkernigen *Amoeba crystalligera* eine direkte Kernteilung mit nachfolgender Plasmateilung in allen ihren Phasen genau zu verfolgen. Der Vorgang gleicht dem von SCHULZE beobachteten sehr. Der Kern beider Amöben enthält einen großen Binnenkörper, welcher nacheinander ovale und Hantelform annimmt und sich schließlich samt dem übrigen Kern durch-

schnürt. Die Teilung des Plasmaleibes erfolgte in beiden Fällen senkrecht zum Verbindungsfaden des sich teilenden Biinenkörpers nach beendeter Kernteilung.

Von Interesse sind die Zeitangaben, die SCHULZE und SCHAUDINN über die Dauer der von ihnen beobachteten Zweiteilungen machten. Danach verlief der ganze Teilungsakt der *Amoeba polydora* in ca. 10 Minuten. SCHAUDINN verfolgte die Teilung der lebenden *Amoeba crystalligera* zweimal. Im ersten Falle dauerte die Kernteilung kaum 1 Minute; 2 Minuten später streckte sich die Amöbe in die Länge und schnürte sich sehr schnell durch. In dem zweiten Falle wurde die zweikernig gewordene Amöbe während 3 Stunden verfolgt, ohne daß Durchschnürung eintrat. Eine von dem letztgenannten Forscher beobachtete Zweiteilung der *Amoeba binucleata* (95) dauerte 7 Stunden; jedoch vermutet SCHAUDINN, daß die Teilung in diesem Falle durch unnatürliche Verhältnisse, den Druck des Deckglases usw. verzögert wurde. Er stützt sich dabei auf die gewiß auffallende Tatsache, daß man so selten in Teilung begriffene Amöben sieht, und daß in den zahlreichen von ihm angefertigten Präparaten sich fast gar keine Fortpflanzungsstadien befanden.

SCHAUDINN's eben angeführte Arbeit über *Amoeba binucleata* (95) erwies zum ersten Male das Vorkommen mitotischer Kernteilung bei Amöben. Mit Beginn der Teilung nahmen die Kerne, welche sich beide stets auf demselben Entwicklungsstadium befanden, die Form eines Rotationsellipsoids an, ihre Chromatinkörnchen zerfielen und verteilten sich gleichmäßig über das chromatische Wabengerüst des Kerns. Durch Verdickung der Kernmembran an den abgeflachten Kernpolen entstehen Polplatten, welche die Stelle fehlender Centrosome vertreten. Es kommt hierauf zur Bildung einer aus kurzen Chromosomen zusammengesetzten Äquatorialplatte, sowie einer Spindel, deren einzelne Fasern durch Längs Streckung hintereinander gereihter Waben gebildet werden. Die Chromosomen teilen sich in je zwei Teile, rücken rasch auseinander und bilden die Anlagen zweier Tochterkerne. Wie sich hierbei die Kernmembran verhält, teilt SCHAUDINN nicht mit.

Eine wertvolle Bestätigung dieser relativ hoch ausgebildeten Karyokinese bei Amöben lieferte AWERINEFF's Beobachtung an *Amoeba proteus*. Der von AWERINEFF geschilderte Kernteilungsprozeß stimmt im wesentlichen mit dem bei *Amoeba binucleata* beobachteten überein. Auch in seinem Verlaufe sind die charakteristischen Merkmale der Mitosis, Chromosomenbildung, Äquatorialplatte und Spindel mit aller wünschenswerten Deutlichkeit zu erkennen.

Mit diesen vier Arbeiten sind, wie gesagt, die Fälle gut beobachteter Teilungen bei Amöben erschöpft, obwohl sich noch bei einer ganzen Reihe anderer Autoren Notizen über diesen Fortpflanzungsmodus finden. Bekanntlich hat ja schon RÖSEL von ROSENHOF eine in Zweiteilung begriffene Amöbe abgebildet. Von späteren Forschern, die Bemerkungen über Zweiteilungen machten, seien hier PICK (57), WALLICH (73b), MERESCHKOWSKY (79) und FRENZEL (91) angeführt. Aber alle diese Angaben sind mehr oder weniger wertlos, weil sie das Verhalten des Kerns außer Acht lassen. Ihnen gegenüber steht die große Anzahl von Mißerfolgen, die unter vielen anderen selbst so ausdauernde Amöbenforscher wie GREEFF, LEIDY und GRUBER bei ihren Versuchen, die Zweiteilung festzustellen, zu verzeichnen hatten. GRUBER (94) bemerkt noch in seiner neuesten Arbeit, daß er bei zehnjähriger Beobachtung einer reichbesetzten Kultur der *Amoeba viridis* LEIDY niemals irgend einen Fortpflanzungsmodus wahrnehmen konnte, obwohl in der Kultur nach seiner Ansicht Vermehrung durch Zweiteilung unzweifelhaft stattgefunden haben mußte. Offenbar könnte diese auffällige Tatsache ihren Grund nur in dem sehr raschen

Verlaufs der Zweiteilung finden, eine Annahme, die durch SCHULZE's und SCHAUDINN's Zeitangaben gestützt wird.

Das plötzliche Auftreten großer Amöbenmengen in Kulturen, die kurz vorher nur spärlich besetzt waren, sowie die häufig beobachtete Vielkernigkeit gewisser Amöben legte schon frühzeitig die Vermutung nahe, daß sich die Amöben außer durch Zweiteilung noch auf andere Weise fortpflanzen. Es sind auch eine ganze Anzahl Vorgänge beschrieben worden, die von den betreffenden Beobachtern als Sporulationsprozesse aufgefaßt wurden. CARTER und WALLICH haben zuerst in ihren Arbeiten wiederholt auf eine derartige Vermehrungsweise hingewiesen. Beide schreiben dem Kern fast den alleinigen Anteil an der multiplen Fortpflanzung zu. Nach CARTER (63a) sollen die Körnchen, welche den Innenkörper des Kerns der *Amoeba protens* zusammensetzen, gröber und dentlicher werden und dann aus dem Kern und der Amöbe als bewimperte kleine Zellen herantreten, später ihre Cilien verlieren und amöboide Gestalt annehmen. Jedoch vermochte CARTER keine tatsächlichen Belege für diese Annahme vorzubringen.

WALLICH (63c) wurde durch seine Beobachtungen zu ähnlichen Hypothesen geführt. Er sah in größeren Exemplaren seiner *Amoeba villosa* einen ziemlich umfangreichen grob granulierten Körper auftreten, der einem stark vergrößerten membranlosen Kern ähnelte, jedoch gegen das umgebende Plasma nicht scharf abgegrenzt war, sondern teilweise in das körnige Endoplasma überging. Der fragile Körper löste sich schließlich in 5–12 kleinere auf, die ihrerseits wieder in ihre körnigen Bestandteile zerfielen. Diese körnigen Zerfallsprodukte sollen, nachdem sie eine Zeitlang molekulare Bewegung gezeigt haben, amöboide Gestalt annehmen und als junge Tochtertiere, in denen bereits Kern, Vakuole und auch der für *Amoeba villosa* typische Zottenanhang erkennbar sei, den mütterlichen Organismus verlassen.

Nachdem die neuesten Forschungen über die „Chromidien“, deren weite Verbreitung bei den Rhizopoden und ihre große Wichtigkeit bei den geschlechtlichen Vorgängen dargetan haben, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß die Beobachtungen CARTER's und WALLICH's in diesem Sinne zu deuten wären, wodurch jene, lange Zeit wenig beachteten Arbeiten erheblich an Interesse gewinnen. Zu derselben Vermutung verleiten Arbeiten von GREEFF (66, 74) und LEIDY (79h), die einen ähnlichen angeblichen Fortpflanzungsakt wie CARTER und WALLICH, GREEFF bei *Amoeba terricola* GRFF. und *Pelomyxa palustris* GRFF. und LEIDY bei *Amoeba villosa* WALL. und *Pelomyxa villosa* LUY. beschrieben. Es handelt sich auch hier um Teilungsprodukte des Kerns, die den elterlichen Organismus verlassen und amöboide Gestalt annehmen sollen. Die von GREEFF als „Glanzkörper“ bezeichneten Einschlüsse der *Pelomyxa* glaubte er in Beziehung zur Fortpflanzung bringen zu können, da sie aus dem Kerne hervorgehen und die sogen. „Brutkörper“ der *Pelomyxa* darstellen sollten. Er äußerte jedoch selber Zweifel an der Richtigkeit seiner Auffassung von dem Entstehen dieser Glanzkörper und hält die Möglichkeit aufrecht, daß sie sich direkt aus dem Plasma bilden.

Bei *Amoeba villosa* WALL. glaubte auch später SMITH (97) eine Fortpflanzung durch Schwärmerbildung festgestellt zu haben. In dem ersten der beiden beobachteten Fälle war die betreffende Amöbe scheinbar im Begriff sich zu encystieren. Ein Kern war in ihr nicht erkennbar, statt dessen 10–15 kernartig aussehende Körper, die in das umgebende Wasser entleert wurden, eine Geißel ausstreckten und davonschwammen. Der zweite Fall betraf eine encystierte Amöbe. Der Vorgang spielte sich ähnlich wie im ersten Fall ab, doch konnte SMITH hier die Umwandlung der

Schwärmer in kleine, mit Kern und kontraktile Vakuole versehene Amöben wahrnehmen. Auffällig ist in dieser Darstellung vor allem, daß nur eine so geringe Anzahl von 10–15 Schwärmern aus dem elterlichen Organismus hervorgehen soll, ferner, daß bei dieser Fortpflanzung nur der Kern beteiligt ist, das Plasma des Muttertieres aber gar keine Rolle spielt. Darnach und im Hinblick auf die neuesten sicheren Ergebnisse der Amöbenforschung lassen sich Zweifel an der SMITH'schen Beobachtung nicht unterdrücken.

Auch von GRASSI (81) liegt eine in der Literatur wenig beachtete, 1881 erschienene Arbeit über die Schwärmerbildung bei Amöben vor. Er studierte zwei von ihm als *Amoeba sagittae* und *Amoeba pigmentifera* unterschiedene, im Cölom einiger Sagittaarten schmarotzende Formen. Vor dem Eintritt der Schwärmerbildung grenzt sich das Endoplasma sehr scharf gegen das Ektoplasma ab. In solcher Weise differenzierte Amöben verschmelzen häufig zu einem Haufen, derart, daß ihr Ektoplasma eine gemeinsame Umhüllung und das zusammengefloßene Endoplasma bildet. Im Endoplasma treten nun nach und nach rundliche ovale Körperchen von 3  $\mu$  Länge in so großer Zahl auf, daß schließlich alles Endoplasma in sie umgewandelt zu sein scheint. Diese Körperchen wachsen allmählich bis zu 6  $\mu$  Länge heran. An ihrem einen Pol entwickelt sich eine Geißel, die auch Bewegungen anführt, und in dem Innern des Körperchens wird eine Vakuole bemerkbar. Die Geißel ist etwa doppelt so lang als die Körperchen selbst. Außer einer Anzahl feiner Körnchen ist in diesen Schwärmern nichts zu entdecken, vor allem kein kernähnliches Gebilde. Die weitere Entwicklung der Schwärmer blieb GRASSI unbekannt.

Auf eine nahe Verwandtschaft zwischen Rhizopoden und Flagellaten wurde bekanntlich öfter hingewiesen. Dafür sprechen auch die sogen. Rhizomastiginen unter den Flagellaten, ebenso die Schwärmer und die Amöbengeneration im Entwicklungszyklus der Myxomyceten. PROWAZEK (97) teilte eine von ihm 1897 beobachtete Umwandlung von flagellatenähnlichen Organismen in Amöben mit. Die feineren Vorgänge dabei konnte er jedoch nicht feststellen.

Die Darstellungen aller bisher genannten Autoren sind im günstigsten Falle nur Bruchstücke einer multiplen Vermehrung der Amöben, Beobachtungen, die zwar das Vorkommen eines solchen Vorganges für manche Arten außer Frage stellen, aber nur geeignet sind, uns einen schwachen Einblick in diesen komplizierten Prozeß zu geben. Nur drei Arbeiten liegen vor, die das Entstehen einer neuen Amöbengeneration aus dem elterlichen Organismus auf dem Wege der Schwärmerbildung in einwandfreier Weise schildern. Es sind dies die Arbeiten SCHAUDINN's über seine marine *Paramoeba eilbardi* (96) und die parasitären Amöben des menschlichen Darms (93) und SCHEEL's (99) Darstellung einer bei *Amoeba proteus* vorkommenden multiplen Vermehrungsweise.

Der Entwicklungszyklus der stets einkernigen *Paramoeba eilbardi* weicht dadurch von den bisher genannten ab, daß in ihm ein Körper eine Rolle spielt, der in bezug auf seine Funktion einem Centrosom vergleichbar ist. Dieser sogen. „Nebenkörper“ pflanzt sich autonom fort. Die Schwärmerbildung erfolgt im encystierten Zustande. Kern und Nebenkörper teilen sich in der fertiggebildeten Cyste in zahlreiche Teilstücke und rücken an die Peripherie des plasmatischen Cysteninhalts, der in so viele Teile zerfällt, als Kerne und Nebenkörper vorhanden sind. Die so gebildeten Sprößlinge verlassen als kleine mit zwei Geißeln versehene Schwärmer die aufgeplatzte Cyste. Bevor diese sich wieder in Amöben zurückverwandeln, vermehren sie sich noch einmal durch Längsteilung, verbunden mit mitotischer Kernteilung. Der Nebenkörper vertritt hierbei die Stelle eines Centrosoms.



Die Schwärmer zweiter Generation werden nach Verlust ihrer Geißeln zu Amöben, die dem Mutterorganismus durchaus gleichen.

Die 1899 erschienene SCHEEL'sche Arbeit spielt in der neuesten Amöbenliteratur eine so wichtige Rolle, daß ich ihren Inhalt als bekannt voraussetzen kann und deshalb nicht näher auf sie eingehe. Leider unterließ SCHEEL die von ihm untersuchte Amöbe genau zu charakterisieren. Bei einer so verschiedenen beschriebenen und nmstrittenen Form wie *Amoeba proteus* wäre dies um so wünschenswerter gewesen, als meiner Ansicht nach erst durch die Entwicklungsgeschichte entschieden werden kann, ob die äußerlich ganz ähnlichen Amöben mit einem und mit vielen, häufig verschieden ansehenden Kernen als bloße Zustände des Entwicklungszyklus einer einheitlichen Spezies *Amoeba proteus*, oder ob sie als selbständige Arten zu betrachten sind.

Bei der *Amoeba proteus* tritt nach SCHEEL ein Flagellatenstadium nicht auf. Die Sprößlinge, welche die Cyste verlassen, unterscheiden sich also von dem Muttertier nur durch ihre geringere Größe. Die sich zur Encystierung anschickenden Amöben sollen nur einen Kern besitzen; Vielkernigkeit soll erst im encystierten Zustande auftreten. Dagegen haben zahlreiche Forscher, ich führe nur BÜTSCHLI (76) und GRUBER (83) an, frei bewegliche Formen der *Amoeba proteus* mit vielen Kernen, häufig mehr als 100 gefunden, ein Umstand, der uns zwingt, neben der von SCHEEL beobachteten multiplen Vermehrung noch eine andere, vielleicht geschlechtliche anzunehmen oder aber die protensähnlichen Amöben mit mehreren Kernen als von der typischen *Amoeba proteus* spezifisch verschiedene Formen anzufassen, wie dies GRUBER tut.

Die neuesten Beiträge, welche SCHAUDINN (93) zur Kenntnis der Fortpflanzung von Amöben lieferte, beziehen sich auf zwei einkernige parasitäre Formen, *Entamoeba coli* LÖSCH und *Entamoeba histolytica* SCHAUD. des menschlichen Darms, die früher als *Amoeba coli* LÖSCH zusammengefaßt wurden, aber sowohl in morphologischer wie in biologischer Beziehung voneinander abweichen. SCHAUDINN unterscheidet eine sogen. vegetative Fortpflanzung, die wie bei Sporozoen zur Vermehrung des Parasiten im Wirt dient, und die Bildung von Dauerzuständen, welche die Übertragung des Parasiten auf neue Wirte vermitteln. Die vegetative Fortpflanzung der für den Wirt unschädlichen *Entamoeba coli* geschieht sowohl durch Zweiteilung, verbunden mit direkter Kernteilung, als auch durch Zerfall (Schizogonie) der nicht encystierten Amöben in 8 Tochteramöben, nach vorausgegangenem Zerfall des Kernes in 8 Teilstücke. Auch im Verlaufe des zweiten Fortpflanzungsmodus, der Dauerstadienbildung, entstehen 8 Tochtertiere, aber erst, nachdem in der encystierten Amöbe der Kern sich wiederholt mitotisch geteilt hat und Reduktionskörper gebildet worden sind. Noch komplizierter wird der Vorgang durch die Kopulation je zweier Kerne, die vor der Bildung der schließlich vorhandenen 8 Kerne stattfindet. Diese Kernverschmelzung ist wie bei *Actinosphaerium* dadurch besonders charakterisiert, daß die beiden Kopulationskerne direkte Nachkommen ein und desselben Kernes sind. Die Teilung des Cysteninhalts in 8 neue Amöben geschieht erst im Dickdarm des nächsten Wirtes.

Die *Entamoeba histolytica*, die eigentliche Erregerin der Amöbendysenterie, pflanzt sich im vegetativen Zustande entweder durch einfache Zweiteilung mit direkter Kernteilung oder durch Knospung fort. Die Bildung von Dauerstadien gestaltet sich hier wesentlich anders als bei *Entamoeba coli*. Zur Encystierung der Amöben kommt es nicht. Die Tiere kriechen im halbflüssigen Kot umher und zeigen anfangs nur an ihren Kernen auffällige Veränderungen.

Die Kerngrenze verwischt sich allmählich und große Chromatinmassen treten in das Plasma hinein, das sie nach sehr starker Zunahme in Gestalt von Chromidien ganz erfüllen. Währenddessen degeneriert der Kern. Die Chromidialmasse konzentriert sich in dem ursprünglichen hyalinen Ektoplasma und dieses bildet zahlreiche buckelförmige Vorwölbungen, die sich abschnüren, hierauf eine doppelt konturierte Membran ausscheiden und so zu Dauerstadien werden. Der Rest der Amöbe geht zugrunde. Die Versuche SCHAUDINN's, genaueres über die Vorgänge in den Dauerstadien zu ermitteln, scheiterten an der Undurchsichtigkeit und Härte der Hülle, welche das Schneiden der Sporen vereitelte. Dagegen gelang es ihm, durch Verfütterung der Cysten an Katzen die Amöben zum Ausschlüpfen zu bringen und eine typische Amöbendysenterie hervorzurufen, die den Tod des Versuchstieres zur Folge hatte.

Diese Übersicht unserer bisherigen Kenntnisse über die Fortpflanzung der Amöben zeigt uns auffallende Verschiedenheiten der Vorgänge in einer morphologisch so wenig differenzierten Abteilung. Zweiteilung, bald mit direkter, bald mit indirekter Kernteilung, Knospung, multiple Teilung im encystierten Zustande mit oder ohne flagellatenähnlichem Jugendstadium, zum Teil kompliziert durch geschlechtliche Kopulationserscheinungen, führen bei verschiedenen Arten, oder in Kombinationen auch bei ein und derselben Art, zur Entstehung einer neuen Generation. Selbst in eine Gattung zusammengestellte Formen, wie *Entamoeba coli* und *Entamoeba histolytica*, unterscheiden sich sehr wesentlich durch den Verlauf ihrer Fortpflanzung. Nach alledem erschien es in hohem Grade wünschenswert, noch andere Amöben in bezug auf ihre Fortpflanzung zu untersuchen, und ich folgte daher gern einem Hinweis meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor BÜTSCHLI, auf die *Amoeba blattae*, die von ihm zuerst genauer beschriebene parasitische Amöbe der *Blatta orientalis*. Die Hoffnung, den Entwicklungszyklus dieser von vornherein viel versprechenden Amöbe, deren vielkernige Cysten BÜTSCHLI bereits beschrieben hat, darlegen zu können, ist leider unerfüllt geblieben. In dieser Richtung sind meine Untersuchungen nicht erheblich weiter vorgeschritten, als die aus dem Jahre 1878 stammenden BÜTSCHLI's. Dagegen haben sich hinsichtlich des feineren Baues dieses Organismus völlig unerwartete Eigentümlichkeiten ergeben, welche einer Veröffentlichung wohl wert erscheinen.

### *Amoeba blattae* BÜTSCHLI.

Der Entdecker der *Amoeba blattae* ist SIEBOLD (39), der sie bei seinen Untersuchungen über die Gregarinen der Schabe gelegentlich antraf und in seinen „Beiträgen zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere“ die erste Beschreibung von ihr gab. Entsprechend den damaligen geringen optischen Hilfsmitteln ist diese Schilderung wenig eingehend, doch fiel SIEBOLD bereits das für unsere Amöbe charakteristische Fehlen von Nahrungsvakuolen um die gefressenen Stärkekörner auf. Später hat die Amöbe die Beachtung weniger Forscher gefunden. BÜTSCHLI (78) ist der erste, der sie genauer studierte und ihr nach ihrem Wirt den

Namen *Amoeba blattae* gab. Infolge der höchst eigentümlichen faserig-streifigen Struktur ihres Protoplasmas hat sie sein dauerndes Interesse erregt und wird von ihm in seinen Arbeiten über den Bau des Protoplasmas (92) öfters erwähnt. Bald nach dem Erscheinen der BÜTSCHLI'schen Arbeit unterzog LEIDY (79b) die Amöbe einer erneuten Untersuchung, wodurch er BÜTSCHLI's Beobachtung im wesentlichen bestätigte. Kontraktile Vakuolen hat er jedoch nicht gesehen. Auch die Cysten werden von ihm nicht erwähnt. LEIDY stellte die *Amoeba blattae* zwischen seine sog. Protamöben (kernlose Formen) und die eigentlichen Amöben, die im Besitz von Kern und kontraktiler Vakuole sind und schlug vor, für sie eine besondere Gattung *Endamöba* zu errichten.

Die Amöbe ist in ihrem Vorkommen auf den Enddarm der Küchenschabe beschränkt, im Vorder- und Mitteldarm traf ich sie niemals. Im Rektum stärker infizierter Schaben findet man hauptsächlich die Cysten. Sie ist keineswegs in allen Schaben vorhanden und der Infektionsgrad der einzelnen Wirtstiere ist auch recht verschieden. Je nach der Örtlichkeit, von der die Schaben stammten,<sup>1)</sup> waren 5—20% der untersuchten Individuen mit Amöben mehr oder weniger reichlich behaftet, niemals aber in so großer Menge, als sich die anderen einzelligen Parasiten, *Nyctotherus ovalis*, *Clepsidrina blattarum*, *Lophomonas blattarum* und *striata* zuweilen vorzufinden pflegen. Der gewöhnlichste Aufenthaltsort der Amöben ist der vorderste, erweiterte Teil des Enddarms, unmittelbar hinter der Einmündungstelle der Malpighischen Gefäße.

Die Untersuchung geschah zunächst in lebendem Zustande. Die Amöben wurden aus dem Darm in  $\frac{3}{4}$ proz. Kochsalzlösung oder in Eiweißlösung<sup>2)</sup> gebracht und unter einem mit Wachsfüßchen gestützten dünnen Deckglas oder im hängenden Tropfen untersucht. Um im letzteren Falle starke Systeme anwenden zu können, empfiehlt es sich, nach der von PLENKE angegebenen Vorschrift eine Spur Glycerin auf dem gut mit absol. Alkohol gesäuberten Deckglas möglichst fein zu verreiben. Dadurch wird erreicht, daß sich der Flüssigkeitstropfen, welcher die Amöben enthält, auf dem Deckglas sehr dünn ausbreitet. Die genauere Untersuchung erfolgte mit einem ZEISS'schen 2 mm-Apochromaten und den Kompensationsokularen 4, 8, 12 und 18. — In den genannten indifferenten Medien

<sup>1)</sup> Potsdam, Heidelberg, Karlsruhe.

<sup>2)</sup> 1 g Hühnereiweiß, 1 g Kochsalz, 200 ccm Wasser.

hielten sich die Tiere verhältnismäßig gut. Unter dem Deckglas konnten sie stundenlang ohne Veränderung beobachtet werden. In der feuchten Kammer waren sie manchmal noch nach einem Tage lebensfrisch. Die Lebenduntersuchung liefert bei unserem Objekte bedeutend bessere Resultate als die der gefärbten Totalpräparate. Von Fixationsmitteln wurden mit gleichem Erfolge Sublimat-Alkohol im Verhältnis 1:1, Chromosmiumessigsäure und 70 proz. Jodalkohol verwendet. Die Färbung geschah mit Alaun- oder Boraxkarmin, mit Essigsäure angesäuerten DELAFIELD'schen Hämatoxylin und zu bestimmten Zwecken, nach Fixation mit Chromosmiumessigsäure, mit Safranin, Gentianaviolett und Orange. Im allgemeinen ließ die Färbung zu wünschen übrig. Die Tiere färbten sich so intensiv, daß wenig mehr zu erkennen war, und Extraktion mit angesäuertem Alkohol führte auch nicht zum Ziele, da der Farbstoff ebenso schnell aus dem Kern wie aus dem Plasma verschwindet. Die besten Kernfärbungen erzielte ich, wenn ich das Tier in stark angepreßtem Zustande, so daß der Nukleus sehr deutlich hervortritt, mit Jodalkohol fixierte und nach gutem Auswaschen mit angesäuertem DELAFIELD'schen Hämatoxylin in stark verdünnter Lösung vorsichtig färbte. Aber selbst in gut gelungenen Präparaten ist wenig mehr zu sehen als an lebenden, etwas gepreßten Tieren. Der Kern ist dann in jedem Fall überraschend deutlich. Ausgezeichnete Dienste leistete die vitale Färbung mit Neutralrot. Sie erfolgt sogar in äußerst verdünnter Lösung sehr schnell und läßt die gröberen Bauverhältnisse des Plasmas gut erkennen. Um dagegen über die feinste Struktur Aufschluß zu erhalten, sind Schnittpräparate nötig, und diese setzen vor allem reichliches Material voraus.

Der Darminhalt stark infizierter Schaben wurde in physiologische Kochsalzlösung auf den Objektträger gebracht, mit einer reichlichen Menge Chromosmiumessigsäure oder Sublimatalkohol fixiert und das Ganze in ein sehr kleines, englumiges Reagensröhrchen gespült. Hierin verblieben die Amöben bis zur Einbettung in Paraffin, indem nach jedesmaligem Zentrifugieren die überstehende Flüssigkeit mittels einer Pipette abgesogen und durch die betreffende andere ersetzt wurde. Das ganz reine Paraffin enthaltende Röhrchen wurde schließlich nach nochmaligem Zentrifugieren in kaltes Wasser getaucht und danach das Glas behutsam zerklüftet. Die Amöben sind dann sämtlich in einem verhältnismäßig kleinen Raume an der Spitze des Röhrchens zusammengebläut. Die abgeschnittene Spitze wird in einen ausgehöhlten Paraffinblock eingelassen und vorsichtig mit gerade flüssig gewordenem Paraffin betränfelt. Auf diese Weise gelang es, Serien von 2—3  $\mu$  dicken Schnitten zu erhalten. Schwierigkeiten bereiten die zuweilen im Enddarm der Schaben vorhandenen Sandkörnerchen und die Stärkekörner, welche die Amöbe häufig in großer Zahl enthält und die leicht das Reißen der Schnitte herbeiführen können.

Im Gegensatz zu den Totopräparaten geben Schnittfärbungen angezeichnete Bilder. Sehr geeignet erwies sich die Färbung mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin oder die dreifache Färbung nach FLEMMING mit Safranin, Gentianaviolett und Orange. Auch die Färbung mit Hämatoxylin und Kaliumchromat, beides in stark verdünnter Lösung, gab befriedigende Resultate.

*Amoeba blattae* erreicht eine beträchtliche Größe. Individuen von 80  $\mu$  Durchmesser im allseitig kontrahierten Zustande kommen vor. Gewöhnlich trifft man jedoch Exemplare, die 50  $\mu$  messen. Nach unten hin ist die Grenze schwer feststellbar. Die kleinsten Amöben, welche ich fand und als unzweifelhaft zu *Amoeba blattae* gehörig erkannte, waren ca. 12  $\mu$  groß. Die typische Gestalt der Amöbe, wenn sie in Bewegung begriffen ist, gleicht etwa der der bekannten Süßwasserform *Amoeba limax* DUJARDIN. Selten wird mehr als ein breites lappenförmiges Pseudopodium gebildet, doch fand ich auch Exemplare, die kurze Zeit, nachdem sie dem Darm entnommen waren, und die kuglige Form, welche sie unter dem Einfluß des umgebenden Mediums anzunehmen pflegen, aufgegeben hatten, zahlreiche kurze, dicke Pseudopodien allerseits ausstreckten. Indessen ist diese Erscheinung keineswegs typisch. — Die Bewegungen sind meist träge, besonders die großer Tiere. Kleinere sind lebhafter, ändern auch ihre Bewegungsrichtung öfters. Zuweilen sieht man die Bewegung in die entgegengesetzte Richtung umschlagen. Gute Gelegenheit bietet die Amöbe zum Studium der Plasmaströmung. Ihr Verlauf läßt sich hier mit ungemeiner Deutlichkeit verfolgen. Gewöhnlich zieht ein starker axialer Strom von hinten nach vorn, teilt sich hier in zwei, die umbiegen und an den „Flanken“ des Tieres zurückfließen. Etwa im hinteren Drittel der Amöbe findet die Wiedervereinigung der beiden Ströme zu dem ursprünglichen statt. Seltener treten mehrere axiale Ströme gleichzeitig in der Amöbe auf, die dann zur Bildung großer lappenförmiger Pseudopodien, wie sie BÜTSCHLI (78) abbildet, führen. Der Kern und die Inhaltskörper nehmen an der Bewegung teil. Sie werden von dem axialen Strom zuweilen bis an die äußerste Peripherie des Tieres geführt. Andererseits habe ich aber gelegentlich beobachtet, daß der Kern lebhaft strömender Amöben in relativer Ruhe verharrte. Der axiale Strom führte ihn nicht mit sich fort, sondern teilte sich unmittelbar vor ihm, umfloß ihn und vereinigte sich darauf wieder, um seinen gewohnten Lauf fortzusetzen. Die hinterste Region einer Amöbe, die sich nach einer Richtung gleichmäßig fortbewegt (wie in Taf. I Fig. 1 u. 2 abgebildet), erscheint

stets mehr oder weniger hyalin, während im übrigen Teil des Körpers eine Trennung des Plasmas in peripheres hyalines Ekto- und zentrales granuläres Endoplasma vollständig fehlt. Die Amöbe gleicht in dieser Beziehung der *Pelomyxa palustris* GREEFF, bei der, wie BÜTSCHLI (92 p. 216) hervorhob, ebenfalls keine Sondernung der beiden Plasmaarten zu beobachten ist. Wird die *Pelomyxa* dagegen gelinde gepreßt, so entwickelt sich am ganzen Rande hyalines Plasma, das nach Aufhören des Druckes bald wieder verschwindet. Ganz ähnlich verhält sich *Amoeba blattae*; infolge von Mißhandlungen tritt eine, normalerweise stets fehlende, dicke hyaline ektoplasmatische Schicht allseitig um das zentrale körnige Plasma auf. Auch an Amöben, die durch längere Aufbewahrung in der feuchten Kammer gelitten hatten, zeigte sich das gleiche. Die Grenze zwischen den beiden Plasmaschichten ist dann sehr scharf. Das hyaline Plasma zeigt selbst bei Betrachtung mit den stärksten Vergrößerungen keine Spur von Struktur. Auch feinste Körnchen, wie sie im Ektoplasma von *Amoeba proteus*<sup>1)</sup> deutlich zu beobachten sind, fehlen bei *Amoeba blattae* gänzlich. Dagegen besitzt der äußerste Rand einen sehr feinen, schwächer lichtbrechenden Saum, der vielleicht einen Alveolarsaum darstellt, jedoch keine radiäre Strichelung im Leben erkennen ließ. Tötet man die *Amoeba blattae* jedoch mit Chromosmiumessigsäure ab, so tritt im Ektoplasma sofort eine äußerst feine Schaumstruktur auf und ebenso wird radiäre Streifung in dem vorher hyalinen Grenzsaum deutlich. Ob hierbei ein Entmischungsprozeß stattfindet, oder ob die vorher unsichtbare Struktur durch die Erhöhung des Brechungsexponenten desjenigen Bestandteils des Plasmas, welcher die Wabenwände bildet, sichtbar wird, möchte ich dahingestellt sein lassen.

Eine sehr interessante Eigentümlichkeit der *Amoeba blattae* ist die häufig sehr deutliche faserige Beschaffenheit des Plasmas. BÜTSCHLI beschrieb und zeichnete zuerst ein Exemplar, das diese Erscheinung in sehr ausgeprägter Weise darbot. An Amöben, welche die Faserung sehr deutlich zeigen, die ich aber leider nicht so häufig antraf, wie BÜTSCHLI seiner Zeit, bemerkt man in der Strömungsrichtung des Plasmas eine große Zahl dunkler, mehr oder weniger langer Fasern, die fast durch das ganze Tier ziehen (Taf. I, 2). Nur die hinterste, meist hyaline Region der Amöbe ist ungestreift. An dem vorderen Ende der Amöbe biegen die Fasern mit der Plasma-

<sup>1)</sup> S. weiter unten über *Amoeba proteus*.

strömung nach beiden Seiten um und ziehen dann eine Strecke weit an den Seiten nach hinten, um schließlich zu verschwinden. In den Fasern sieht man bei starker Vergrößerung zahlreiche größere und kleinere Körnchen eingebettet. Die Fasern sind voneinander getrennt durch ebenso breite oder auch etwas breitere, lichte, schwächer lichtbrechende Streifen, welche selbst bei stärkster Vergrößerung keine eingelagerten Körnchen erkennen lassen. Dieser Wechsel von dunklem und hellem Plasma, sowie die dadurch herbeigeführte faserige Beschaffenheit, ließen BÜTSCHLI (92) vermuten, daß hier eine Erscheinung vorläge, wie er sie sowohl an künstlichen Schäumen als am lebenden und konservierten Protoplasma öfter beobachtete, nämlich eine faserig-wabige Struktur, herbeigeführt durch die Dehnung des Wabenwerks in der Strömungsrichtung. Die Strömung des Plasmas sollte hierbei der streckende Grund sein und die Fasern von den aneinander gereihten „Längswänden“ der gedehnten Waben gebildet werden. Die Querwände zwischen den Fasern wären, da sie nicht in einer Flucht lägen, schwer oder gar nicht erkennbar. Diese Erklärung des interessanten Phänomens habe ich durch meine Untersuchungen im strengen Sinne nicht bestätigen können. Vielmehr ergab sich, daß die Verhältnisse komplizierter sind, als sie BÜTSCHLI erschienen. Selbst bei außerordentlich deutlicher Faserstruktur gelang es nur selten, quere Brücken zwischen den einzelnen dunklen Fasern zu erkennen. Andererseits erschienen sowohl die hellen wie die dunklen Streifen manchmal so breit, daß sie nicht mehr als die benachbarten längsgestreckten Wände einer einzigen Wabenreihe aufgefaßt werden konnten. Dagegen war bei guter Beleuchtung und mit stärksten Vergrößerungen in etwas gepreßten lebenden Tieren eine feinwabige Struktur, sowohl in den Fasern als in den lichten Zwischenstreifen, nachzuweisen.

Die charakteristische Eigentümlichkeit der Faserung ist ihr zeitweiliges Auftreten, das in Zusammenhang mit den Bewegungsvorgängen des Organismus steht. Eine abgerundete, in Ruhe befindliche Amöbe zeigt nichts von Faserung. Erst nachdem sie einige Zeit in Vorwärtsbewegung begriffen war, tritt diese mehr oder weniger deutlich auf. Diese Unterschiede in der Deutlichkeit der Faserung rühren sicher hauptsächlich von der Intensität der Strömung her; weiterhin mögen aber auch Änderungen im Lichtbrechungsvermögen des Plasmas, die durch Flüssigkeitsaufnahme, resp. Abnahme, verursacht werden, dabei eine Rolle spielen. Zuweilen kann man beobachten, daß in einer in Bewegung begriffenen Amöbe die Faserung plötzlich auftritt, um nach einiger Zeit ganz oder teilweise

wieder zu verschwinden. Diese Erscheinung möchte ich auf den zweiten der angeführten Gründe zurückführen. Stets wird die Faserung aber unsichtbar, wenn die Amöbe einige Zeit bewegungslos geblieben ist. Aus diesen Gründen und in Übereinstimmung mit den Ergebnissen des Studiums der Schnitte bin ich, ebenso wie Professor BÜTSCHLI, zu einer anderen Auffassung über das Entstehen der Streifung gekommen, die übrigens als eine Modifikation der von BÜTSCHLI 1878 (78, p. 274) vertretenen Ansicht erscheint. Damals erklärte BÜTSCHLI das Auftreten, resp. das Erlöschen der Faserung durch Ausziehen und Zusammenfließen einer in der Amöbe vorhandenen dichteren Plasmapartie. Diese Erklärung hat sich durch meine Befunde im wesentlichen als richtig erwiesen. Ich halte die Faserung für das Resultat einer intensiven und längere Zeit andauernden Strömung, durch welche zwei in der Amöbe nebeneinander vorhandene, durch ihr Lichtbrechungsvermögen verschiedene Plasmasorten in der Weise miteinander gemischt werden, daß Streifen dunkleren, stärker lichtbrechenden mit Streifen helleren, schwächer lichtbrechenden Plasmas abwechseln. An manchen Körperstellen kann eine so innige Mischung der beiden Plasmasorten eintreten, daß die Faserung völlig verwischt wird; oder aber — und das ist besonders bei zur Ruhe gekommenen oder im Beginn der Bewegung begriffenen Amöben der Fall — das dunklere Plasma sammelt sich in größeren Partien, die wie unregelmäßige Inseln im helleren Plasma verteilt liegen. Der letzte Fall läßt sich leicht durch vitale Färbung mit Neutralrot deutlich machen. Selbst in stark verdünnter Lösung tritt die Färbung rasch auf und man kann dann feststellen, daß nur die den dunkleren Plasmapartien reichlich eingelagerten feinen Granula den Farbstoff aufgenommen haben. Das hyaline Plasma bleibt ebenso wie der Kern ungefärbt. Das dunklere, jetzt stark rot gefärbte Plasma, ist in ganz regelloser Weise angeordnet. In Amöben, die gerade anfangen sich zu bewegen, sieht man gewöhnlich sehr grobe Netze dunklen Plasmas, deren Maschenräume von hyalinem erfüllt sind. Wenn die Bewegung der Amöbe einige Zeit angedauert hat, beginnt die mehr oder weniger faserige Verteilung der beiden Plasmen. Hört die Bewegung plötzlich auf, so verschwindet die Faserung verhältnismäßig rasch und das gesamte Plasma erscheint gleichmäßig granuliert.

Die Schnittpräparate bestätigen die vorgetragene Auffassung und zeigen zuweilen höchst überraschende Bilder. Allen gemeinsam ist eine sehr feinwabige Struktur des Plasmas. Sowohl in dem dunklen wie in dem hellen Plasma erkennt man ein schön aus-



gebildetes Wabenwerk mit sehr engen Maschen, von ca.  $0,5 \mu$  Weite (Taf. I Fig. 4). Die Wabenwände des dunklen Plasmas sind dicker als die des hellen und reich an eingelagerten feinsten Körnchen, was eben ihre stärkere Färbbarkeit mit Neutralrot und sonstigen Tinktionsmitteln verursacht. In dem hellen Plasma sind die Wände weniger dick, die Waben erscheinen daher etwas weitlumiger und die ganze Struktur ist hier deutlicher. Um den Nukleus und an der Oberfläche des Körpers ist häufig ein recht deutlicher Alveolarsaum bemerkbar. Er umgibt den Rand der Schnitte ganz oder teilweise und wird nach außen von einem feinen, sehr dunkel tingierbaren, pellikulaartigen Grenzsaum abgeschlossen. Diese Pellikula (Taf. I Fig. 7) bildet also die äußere Bedeckung der Amöben und ist nichts anderes als die äußere etwas verdickte Wand der Waben. Außer der starken Färbbarkeit ist diese Pellikula durch eine auffallende Widerstandsfähigkeit gegen künstlichen Magensaft bemerkenswert. Amöben, die der Wirkung einer nach der unten angegebenen Vorschrift hergestellten Verdauungsflüssigkeit<sup>1)</sup> ausgesetzt wurden, waren nach 24 Stunden bis auf Reste des Kerns und ein geringfügiges körniges plasmatisches Netzwerk vollständig verdaut. Dagegen blieb der pellikulaartige Grenzsaum als eine äußerst feine, gekörnelte Linie erhalten. Das helle Plasma wird bedeutend leichter verdaut als das dunkle; schon nach dreistündigem Verweilen eines Präparats bei  $37^{\circ} \text{C}$  sind von ihm nur noch spärliche, locker zusammenhängende körnige Netze übrig, wogegen sich an Stelle des dunklen Plasmas ziemlich dichte Netze von stark lichtbrechenden Körnchen finden. Die Körnchen bestehen nicht oder zum geringsten Teil aus Fett; eine Mischung von Alkohol und Äther löst sie nicht auf. Ich halte sie teils für Stoffwechselprodukte, teils für identisch mit den erwähnten feinsten Körnchen, die dem wahren Gerüstwerk des dunklen Plasmas eingelagert sind. Für letzteres spricht ihre starke Färbbarkeit mit angesäuertem Hämatoxylin.

Schnitte durch Amöben, deren beide Plasmasorten im Augenblick der Fixation sehr innig miteinander gemischt waren, zeigen ein überall gleichmäßiges, stark tingierbares Wabenwerk (Taf. I Fig. 3). Besonders differenzierte Zonen oder Regionen finden sich in solchen Exemplaren nicht. Das entgegengesetzte Extrem der Verteilung beider Plasmasorten wird hingegen durch die Fig. 5 u. 7 Taf. I sowie durch das Photogramm 3 Taf. II wiedergegeben. Das helle Plasma (*lpl*) hat sich völlig von dem dunklen (*dpl*) gesondert, die

<sup>1)</sup> 1000 g Wasser, 100 g Schweinemagen, 11 g Salzsäure 37proz.

Grenze beider ist streckenweise eine sehr scharfe. Das dunkle Plasma kann aber auch ganz allmählich in das hellere übergehen, d. h. ganz feine Partien des dunklen ragen in das hellere hinein. (Taf. I Fig. 7). Auf dem in Fig. 5 Taf. I gezeichneten Schnitte sind in dem dunklen Plasma einige verschieden große Inseln helleren Plasmas eingeschlossen. Letztere besitzen eine sehr deutlich wabige Struktur und sind zum Teil vom umgehenden dunklen Plasma durch einen Alveolarsaum abgegrenzt. Die Photographie 4 Taf. II zeigt die wabige Struktur in solchen hellen Plasmapartien vorzüglich. Das dunkle, den mittleren Abschnitt des lappenförmigen Schnittes einnehmende Plasma ist teils zu größeren Partien vereinigt, teils, besonders in der Umgebung des Kerns mit dem helleren Plasma sehr innig gemischt. — Einen sehr merkwürdigen Anblick gewähren Schnitte, wie sie etwa die Fig. 8 Taf. I und die Photographie 1 Taf. II darstellen. Das dunkle Plasma ist hier in zahlreichen verästelten Strängen oder tropfenförmigen Figuren durch das helle verteilt. Die Stränge hängen oft durch feinste Fädchen, welche bis auf zwei oder eine Wabenreihe herabsinken, zusammen. Manchmal sind die dunklen Plasmapartien auf der einen Seite scharf gegen das helle Plasma abgegrenzt, während sie auf der anderen ganz allmählich in dasselbe übergehen. Die Pellikula ist auf beiden Abbildungen zu sehen. Unter dem Alveolarsaum (Taf. I Fig. 8) verläuft stets eine schmale Zone dunklen Plasmas um die ganze Amöbe. Schreitet die Vermischung der beiden Plasmasorten noch weiter fort, so wird allmählich die faserige Struktur erreicht. Derartig faserig strukturierte Schnitte, wie sie den lebend beobachteten und in den Fig. 1 n. 2 Taf. I abgebildeten Amöben eigen sind, zeigen die Photogramme 2 u. 6 Taf. II. Wie ersichtlich, werden die Fasern von schmalen Zügen dunklen Plasmas gebildet. Die Fasern sind selbst wabig gehant, wie es namentlich das Photogramm 2 Taf. II zur Anschauung bringt. Eine sehr schöne faserige Struktur besitzt der auf Taf. II Fig. 5 photographierte Schnitt. Die Faserung ist hier stellenweise außerordentlich zart und wird dann nicht mehr durch Züge dunklen Plasmas, sondern durch parallel verlaufende Wahensysteme hervorgerufen, deren Maschen sowohl dem dunklen wie dem hellen Plasma angehören können.

Die starke Färbbarkeit der dunklen, granulierten Plasmapartien, welche der des Kerns nicht nachsteht, verbunden mit der höchst eigentümlichen Verteilung derselben im Körper der Amöben, legte die Vermutung nahe, daß es sich dabei um eine Chromidialmasse handeln könne, ähnlich wie sie R. MERTWIG (99) bei *Arcella*,

SCHAUDINN (03) bei den Amöben des menschlichen Darms und M. ZÜLZER (04) bei *Diffugia* fanden. Jedoch ist diese Vermutung aus mehreren Gründen unbaltbar. Zunächst und hauptsächlich war der Kern in allen Schnitten, welche die Sonderung des intensiv gefärbten Plasmas in verschieden ausgeprägter Weise zeigten, stets vollkommen erhalten. Von einer Anflösung der Kernmembran oder einem sonstigen Zeichen einer Degeneration war nichts zu sehen. Der Charakter der Chromidialsubstanz beruht aber gerade darauf, daß sie in Wechselbeziehungen zum Kern tritt. Andererseits ergab auch die Anwendung des FLEMING'schen Dreifarbenmischs, Safranin, Gentianaviolett und Orange keine Identität in der Färbung des dunklen Plasmas mit dem Chromatin des Kerns. Die chromatische Substanz des Kerns, die hier in Gestalt der Nukleolen vorhanden zu sein scheint, was man aus ihrer starken Affinität zu Hämatoxylin und Safranin schließen kann, färbt sich mit Safranin leuchtend rot, das dunkle Plasma nimmt dagegen einen mehr oder weniger orange-farbenen Ton an. Von Interesse war bei diesen Färberversuchen das Verhalten der Stärkekörner, die sich intensiv mit Gentianaviolett tingierten, ebenso wie die vorkommenden Bakterienfäden. Aus diesen Gründen halte ich eine Identifizierung des dunklen Plasmas mit Chromidialsbstanz für unzulässig.

In neuerer Zeit ist die hauptsächlich von GRUBER (86) und WALLICH (63b) vertretene Ansicht, Endo- und Ektoplasma seien nichts dauernd voneinander Verschiedenes, sondern ersteres bilde sich unter dem Einfluß des umgebenden Mediums zu letzterem um, die herrschende geworden. Diese Auffassung gilt jedenfalls nicht für die bei *Amoeba blattae* vorkommenden beiden Plasmasorten. Da dieselben in jedem möglichen Lageverhältnis zueinander auftreten, lassen sie sich nicht mit den als Ekto- und Endoplasma unterschiedenen Plasmaarten vergleichen. Gleichzeitig ergibt sich aber bieraus die Notwendigkeit, einen anderen Grund als den Einfluß des äußeren Mediums für die Umwandlung des dunklen Plasmas in das helle anzunehmen. Die Veränderlichkeit der Erscheinungsweise beruht wie gesagt auf einem steten Wechsel in der Intensität der Plasmaströmung, durch welche das Mischungsverhältnis der nebeneinander vorkommenden dunklen und hellen Plasmasorten fortwährend geändert wird.

Außer den öfters erwähnten gröberen und feinsten Körnchen von ganz unregelmäßiger Gestalt enthält der Amöbenkörper stets eine mehr oder weniger große Menge gefressener Nahrungskörper. Unter diesen fallen vor allem die Stärkekörner auf. MEISSNER (88)

hat in seinen „Beiträgen zur Ernährungsphysiologie der Protozoen“ u. a. auch Stärke an Amöben verfüttert und beobachtet, daß dieselbe unverdaut abgegeben wird. STOLC (1900) dagegen kam bei *Pelomyxa* zu dem entgegengesetzten Resultat. Er fand, daß die von ihm verfütterte Stärke aufgelöst wurde unter gleichzeitiger Größenzunahme der sog. „Glanzkörper“. Ich kann durch meine Beobachtungen weder Beweise für die Befunde MEISSNER's noch für die STOLC's bringen. Alle Stadien der Korrosion, von ganz unversehrten bis zu fast völlig aufgelösten Stärkekörnern fanden sich in den Amöben vor, aber ganz ähnliche enthielt auch der Darm in reichlicher Zahl. Die Stärkekörner werden also teilweise schon im Darm der Schabe verdaut, und es ließ sich daher nicht feststellen, ob sie in der Amöbe eine weiter gehende Veränderung erfahren.

Ein anderer beinahe ebenso regelmäßiger Bestandteil des Amöbenkörpers sind Pilzsporen und Bakterienfäden. Erstere sind runde oder ovale Körper von wenig stärkerem Lichtbrechungsvermögen als das Plasma, an denen nichts weiter zu erkennen ist als ein oder zwei hellere kuglige vakuolenähnliche Gebilde in ihrem Inneren. Durch Vergleich mit den frei im Darm vorhandenen, zum Teil schon in Keimung begriffenen Sporen läßt sich ihre Natur feststellen. Die Bakterienfäden finden sich knäuelartig aufgerollt, wirr durcheinander liegend oder auch in gestrecktem Zustande im Plasma und können dann eine Faserng vortäuschen, die jedoch mit der echten, oben betrachteten bei genauer Beobachtung nicht verwechselt werden kann. Gewöhnlich ragen ein oder mehrere Fäden aus dem hinteren Ende der Amöbe frei heraus und erwecken den Eindruck, als wenn sie im Begriff wären, in das Plasma hineingezogen oder herangestoßen zu werden (Taf. I Fig. 1 u. 2). Jedenfalls muß dieser Vorgang außerordentlich langsam verlaufen, denn selbst durch mehrstündiges Beobachten läßt er sich nicht verfolgen. Mit Gentianaviolett oder DELAFIELD'schem Hämatoxylin tingieren sich die Bakterienfäden sehr intensiv; ebenso auch mit Eisenhämatoxylin. Über die Natur anderer gelegentlich im Plasma der Amöben vorhandener Nahrungskörper vermag ich nichts Sicheres anzugeben. Sie haben eiförmige oder ovale Form, erscheinen ganz homogen und sind meist von einer dünnen Hülle umgeben. Ich hege die Vermutung, daß es Dauerstadien einiger kleiner Flagellaten sind, die in großer Menge den Schabendarm bevölkern.

Offenbar ist die *Amoeba blattae* ein harmloser Kommensale der Küchenschabe. Es gibt kaum Inhaltskörper des Darms, die

sich nicht auch in der Amöbe finden. Eine pathologische Bedeutung, wie sie die *Entamoeba histolytica* besitzt, fehlt unserer Amöbe. Ihr Plasma ist zu weichflüssig, als daß sie sich zwischen die Epithelzellen ihres Wirtes einzwängen könnte. Auch fand ich das Darmepithel einer stark infizierten Schabe auf Schnitten völlig unversehrt. — Merkwürdigerweise sind alle die erwähnten Nahrungskörper direkt vom Plasma umschlossen und nicht in Nahrungsvakuolen enthalten. Von der Verteilung der beiden Plasmasorten ist die Lage der Nahrungskörper unabhängig. Auf Schnittpräparaten findet man die Stärkekörner sowohl in dem hellen wie in dem dunklen Plasma.

Der Mangel an Vakuolen ist eine Eigentümlichkeit der *Amoeba blattae*. In unbeschädigten lebenden Tieren habe ich nie Vakuolen gesehen. Auf Schnitten fand ich dagegen in seltenen Fällen scharf umgrenzte kreisförmige Hohlräume, die ich für Flüssigkeitsvakuolen halten muß. Auch kontraktile Vakuolen scheinen meistens zu fehlen. Wenigstens haben sowohl LEIDY (79a), wie ich, nichts davon wahrgenommen. Dagegen ist an ihrem gelegentlichen Vorkommen nicht zu zweifeln, denn BÜTSCHLI (79) gibt eine so genaue Beschreibung einer kontraktilen Vakuole, die sich nach seiner Beobachtung etwas über das Plasma hervorwölbte, daß ein Irrtum ausgeschlossen scheint.

Der Kern der *Amoeba blattae* ist schon im lebenden Tiere immer sehr deutlich wahrzunehmen. Wie bei vielen anderen Amöben liegt er auch hier meistens in der hinteren Hälfte des in Bewegung begriffenen Individuums, kann jedoch auch von der Plasmaströmung bis an das äußerste Vorderende geführt werden. Er ist von kugliger bis ellipsoidischer Gestalt und sehr ansehnlicher Größe (Taf. I Fig. 6). Seine Dimensionen schwanken nicht in demselben Maße wie die des zugehörigen Zellkörpers; kleinere Individuen haben häufig nicht einen entsprechend kleineren Kern. Den Durchmesser kugliger Kerne fand ich 15–20  $\mu$  groß; die obere Grenze dürfte 30  $\mu$  nicht überschreiten. Ich glaube sicher erkannt zu haben, daß der Kern durch selbständige Bewegungen seine Form verändern kann. An ellipsoidischen Kernen beobachtete ich manchmal, daß an einem Pole der längeren Achse ein finger- oder zitzenförmiger Fortsatz ausgestülpt wurde (Taf. I Fig. 2). Hauptsächlich die äußere Partie der noch zu beschreibenden Körnchenzone und die Membran nahmen an der Ausstülpung teil; nach einiger Zeit verschwand der Fortsatz. Da ich trotz genauer Beobachtung keine Lageveränderung an dem Kern wahrnehmen konnte, liegt meines Erachtens hier ein Fall von

aktiver Formveränderlichkeit des Kerns vor. — Sehr auffallend ist die starke Kernmembran. Sie ist 1–2  $\mu$  dick und erscheint auf dem Durchschnitt strukturlos. Bei starker Vergrößerung glaubt man zuweilen eine Zweischichtigkeit an ihr wahrnehmen zu können. Die gelegentliche Beobachtung einer abgestorbenen Amöbe bestätigte diesen Eindruck. Die Kernmembran derselben hatte sich von dem Inhalt an einer Stelle ziemlich stark abgehoben und ließ jetzt deutlich zwei Schichten unterscheiden. Die innere, etwas dünnere war noch in ihrem ganzen Umfange erhalten, während die äußere, dickere an einer Stelle geplatzt war, sich danach anscheinend etwas zusammengezogen hatte und nun einen Teil der inneren Schicht unbedeckt ließ. — Der Inhalt des Kerns besteht aus einer peripher gelagerten mehr oder weniger dicken Schicht stark lichtbrechender Körnchen, die eine hellere körnchenfreie centrale Masse umgibt. Schon an frischen Kernen läßt sich in diesem Centrum bei starker Vergrößerung ein feines Wabenwerk wahrnehmen. Die regelmäßig vorhandenen, jedoch im Leben nicht immer sichtbaren Nukleolen liegen in der inneren Region der peripheren Körnchenschicht. Sie sind verschieden in Gestalt, Zahl und Größe. Ihre vorherrschende Form ist die kuglige mit einem Durchmesser von 2–5  $\mu$ . — Selten finden sich Kerne, die von diesem Bau erheblich abweichen. Am interessantesten war ein solcher, dessen ganzer Inhalt gleichmäßig fein granuliert und nur schwach lichtbrechend erschien. Er enthielt nur zwei große kuglige Nukleolen, die beide von spärlichen, stark lichtbrechenden Körnchen umgeben waren. Die Kernmembran war wohl erhalten. — Mit den gebräuchlichen Farbstoffen tingiert sich der Kern gut. Die besten Bilder erzielte ich auf Schnittpreparaten mit Eisenhämatoxylin oder mit Hämatoxylin und Kaliumchromat. Die Anwendung der FLEMMING'schen Methode führt, wie bereits bemerkt, zu einer differenzierten Kernfärbung. Die Membran und die Körnchenschicht werden hell orangefarben, die Nukleolen leuchtend rot und der centrale Teil färbt sich am schwächsten, gelb oder grau. Auf gut gefärbten Schnittpreparaten ist das wabige Gerüstwerk des Kerns, vorzüglich in der centralen helleren Partie, sehr deutlich zu erkennen. Auch in der Körnchenzone kann man es mit Sicherheit feststellen, wenn es auch hier durch die vielen und ansehnlichen, besonders in den Ecken der Waben liegenden Körnchen teilweise etwas verdeckt wird (Taf. I Fig. 6). Ein Unterschied in der Färbung des Gerüstwerks und der ihm eingelagerten Körnchen ist nicht zu bemerken.

Von Interesse ist das Verhalten des Kerns bei Behandlung mit

künstlichem Magensaft. Ein frischer Kern von  $28\ \mu$  im Durchmesser wurde durch starkes Pressen der Amöbe sehr deutlich gemacht und dann Verdauungsflüssigkeit hinzugesetzt. Sobald die Flüssigkeit mit dem Kern in Berührung kam, trat in seinem Inneren eine Anflösung der Körnchen ein. Auch die Nukleolen lösten sich, ein Beweis, daß sie nicht viel Nuklein enthalten können, anscheinend ein Widerspruch zu ihrer starken Färbbarkeit mit Safranin. Gleichzeitig quoll der Kern erheblich auf, so stark, daß er schließlich  $37\ \mu$  im Durchmesser erreichte. Die derbe Kernmembran löste sich in verhältnismäßig kurzer Zeit vollständig auf. Nach Verlauf von etwa 15 Minuten hatte sich im Centrum des Kerns eine locker zusammenhängende körnige Masse angesammelt, in der einige wenige größere Körnchen sichtbar waren, wahrscheinlich durch Verschmelzung kleinerer entstanden. Nach Auswaschen des Präparats mit destilliertem Wasser und Färben mit angesäuertem DELAFIELD'schen Hämatoxylin war dieser centrale Rest des Nukleus deutlich rot gefärbt, die Überbleibsel des Plasmas dagegen blau. Wiederholte derartige Versuche verliefen ganz ähnlich. Demgemäß ist es wahrscheinlich, daß der granulierten Rest des Kerns aus chromatischer Substanz bestand.

Mehrkernige Individuen der *Amoeba blattae* wurden bereits von BÜTSCHLI beobachtet. Er fand, außer einkernigen Formen, je ein Individuum mit 4, 8 und mit 14 Kernen. Ich kann diese Beobachtung insofern ergänzen, als ich freie Amöben, die 18 oder 20 Kerne enthielten, öfter sah. Diese vielkernigen Tiere lassen zwar Zweifel an ihrem genetischen Zusammenhang mit der einkernigen Form nicht zu, unterscheiden sich aber durch mancherlei von letzterer. Sie sind regelmäßig von geringerer Größe. Ausgewachsene Amöben von ca.  $80\ \mu$  Durchmesser hatten höchstens 2 Kerne, nur kleinere  $30\text{--}50\ \mu$  große Tiere enthielten mehr. Der Umstand, daß dieser Größe die der Cysten entspricht, läßt mich vermuten, daß die Cysten aus solch kleinen Individuen hervorgehen. Das Plasma der vielkernigen Amöben ist fast oder ganz frei von Fremdkörpern, ziemlich hyalin und gewöhnlich in sehr lebhafter Bewegung begriffen. Die Kerne ändern jeden Augenblick ihre gegenseitige Lage, und durch anhaltende Untersuchung kann man feststellen, daß auch ihre Form oft wechselt. An Kernen, die in größerer Zahl vorhanden sind, ist die Membran im lebenden Zustand nicht mehr zu erkennen, bei 2- und 4kernigen Tieren hingegen noch deutlich. Im übrigen ähneln die Kerne sehr den gewöhnlichen, nur daß sie eine geringere Menge stark lichtbrechender Körnchen und Nukleolen enthalten.

Trotz vieler Mühe gelang es mir nicht, die Kernteilung und die Encystierung direkt unter dem Mikroskop zu verfolgen. Ich habe 4- und 8kernige Amöben bei Tag und Nacht stundenlang beobachtet, aber die Art der Keruvermehrung nicht wahrnehmen können. Aus der lebhaften Bewegung, welche solche Amöben zeigen, gewinnt man den Eindruck, daß sie vor dem Fortpflanzungsakt stehen. Die stark lichtbrechenden Körnchen der Kerne wirbeln dann fortwährend durcheinander und ordnen sich zu gleichen Teilen an den entgegengesetzten Polen der ovalen oder hantelförmigen Kerne an, aber zu einer Durchschnürung kam es nicht. Bewahrte ich jedoch einen Objektträger mit vielen solchen lebhaften Amöben in der feuchten Kammer auf, so waren sie am nächsten Tage größtenteils in vielkernige Cysten umgewandelt. Es scheint also fast, als ob die bei der Beobachtung nötige starke Beleuchtung sie an der Encystierung gebindert hätte. Die Ausscheidung der Cystenhülle geschieht hier offenbar erst, wenn die Kernteilung ganz oder nahezu beendet ist. Wie schon erwähnt, fand ich Amöben, die etwa 20 Kerne enthielten und noch nichts von einer Cystenhülle zeigten. Nur ihre Bewegungen waren langsamer geworden. Im Gegensatz zur *Amoeba proteus*, deren Encystierung nach SCHEEL (99) mehrere Tage in Anspruch nimmt, wird die Hülle hier jedenfalls sehr schnell gebildet.

Frisch gebildete Cysten, wie man sie im Rektum antrifft, haben kuglige bis ellipsoidische Gestalt und sind sehr durchsichtig (Taf. I Fig. 9). Ihr mittlerer Durchmesser schwankt zwischen 30 und 50  $\mu$ . Größere Cysten sind sehr selten. Die Hülle ist einfach, 2–3  $\mu$  dick und der innere Kontur schärfer ausgeprägt als der äußere. Strukturen sind in der Hülle nicht erkennbar. Sie ist trotz ihrer mäßigen Dicke derb und widersteht einem erheblichen auf das Deckglas ausgeübten Druck. Dabei dehnt sie sich etwas, nimmt aber gleich nach Anheben des Druckes ihre ursprüngliche Form wieder an. Für Farbstoffe ist sie schwer durchlässig. Methylgrün-Essigsäure dringt erst nach einiger Zeit ein und färbt nur den Inhalt. Im Inneren der Cyste sind die Kerne deutlich erkennbar. Ihre Zahl beträgt 20–30, bleibt aber in der Regel unter 25. Die Kerne sind in eben gebildeten Cysten kuglig bis ellipsoidisch. Sie unterscheiden sich von denen freier Amöben hauptsächlich dadurch, daß der hellere centrale Teil in ihnen nicht mehr deutlich hervortritt. Sie sind gleichmäßig fein granuliert, bis auf eine an ihrer Peripherie gelegene einreihige Schicht stärker lichtbrechender Körnchen. Die Kernmembran ist sehr fein. Die Größe der Kerne schwankt in derselben Cyste zwischen 4 und 6  $\mu$ . Die Kerne sind einer etwas gröber



granulierten, dunklen plasmatischen Masse von unregelmäßiger Form ein- oder aufgelagert (Taf. I Fig. 9). Die meisten liegen dicht auf der Oberfläche dieses Plasmas, andere sogar zwischen ihr und der Cystenhülle und nur wenige in ihrem Innern. Außer den Kernen nimmt man zuweilen noch einige andere kompakte Körperchen in dem granulierten Plasma wahr, die wohl als nicht ausgestoßene Nahrungsreste aufzufassen sind. Das dichtere Plasma liegt immer mehr oder weniger central in der Cyste, nur zum geringen Teil der Cystenwand angelagert. Der Raum zwischen dem dunklen Plasma und der Cystenhülle erscheint schwächer lichtbrechend. Es ließ sich nicht sicher entscheiden, ob er von ganz homogenem Plasma oder durch sehr stark vergrößerte Flüssigkeitsvakuolen ausgefüllt ist. Für letztere Auffassung spricht die Tatsache, daß manchmal feine Stränge granulierten Plasmas von der centralen dunklen Masse nach der Cystenhülle verliefen und hier mit einer dünnen, der Innenseite der Hülle anliegenden granulierten Plasmaschicht in Verbindung traten.

Zuweilen bemerkt man in den Cysten Kerne von länglich ovaler oder halbmondförmiger Gestalt, oder andere, die dicht aneinander liegen und an den Berührungsflächen abgeflacht sind (Taf. I Fig. 9). Ob diese Formen Stadien eines Teilungs- oder Kopulationsaktes sind, kann ich nicht entscheiden, neige aber mehr zu der ersten Erklärung, weil ich eine Reduktion der Kernzahl in älteren Cysten nicht bemerkte. — Die gefärbten Cysten lassen kaum mehr erkennen als das ungefärbte Objekt. Am schnellsten färbt alkoholischer Boraxkarmin, dem etwas Salzsäure zugesetzt ist. Die Kerne tingieren sich gut mit diesem Farbstoff. Gleichzeitig nimmt jedoch die granulierten Plasmamasse soviel davon auf, daß die Kerne wenig hervortreten. Das Auswaschen mit salzsaurem Alkohol nützt nicht viel, da die Kerne nicht schwerer zu entfärben sind, als das körnige Plasma. Nichtsdestoweniger wären Bilder, die auf eine mitotische Kernteilung hingewiesen hätten, nicht zu übersehen gewesen. — Die eben beschriebenen Cysten aus dem Rektum der Schabe, die mit denen, welche man im frisch abgelegten Kot findet, völlig übereinstimmen, wurden wochenlang auf dem Objektträger in der feuchten Kammer gehalten, ohne daß sie eine merkliche Veränderung erfuhren. Das central gelegene, granuliert Plasma setzte sich wohl etwas schärfer gegen das homogene ab, oder es traten kleine Vakuolen in ihm auf, aber zu einer Sonderung des Plasmas um die einzelnen Kerne, wie es nach SCHEEL (99) bei *A. moeba proteus* geschieht, kam es nicht. An den Kernen selber war weder eine erhebliche Vermehrung noch

eine Verminderung festzustellen; höchstens, daß sie manchmal ein etwas verändertes Aussehen boten; die dunklen Körnchen, welche sie enthielten, wurden dann undentlicher. In einigen Fällen konnte ich gar nichts mehr von den Kernen erkennen, sondern an ihrer Stelle fand sich eine Anzahl heller, stark lichtbrechender Körperchen in dem granulierten Plasma vor. Diese Veränderungen schienen mir jedoch Absterbeerscheinungen zu sein, welche den beginnenden Zerfall der Cyste begleiten.

Aus altem, mehrere Monate trocken aufbewahrtem Kot stammende Amöbencysten weichen in mancher Beziehung von den frischen ab. Ihre Hülle ist wenig oder gar nicht dicker als die der letzteren, dagegen häufig an der Oberfläche nicht mehr so glatt, sondern mit ziemlich tiefen Falten versehen. Auch allerhand Fremdkörper, Sandkörnchen u. dgl. können ihr aufgelagert sein. Ihr Aussehen ist dunkler, bräunlichgelb geworden und der Inhalt zeigt nicht mehr die Zusammensetzung aus homogenem und granuliertem Plasma, sondern ist gleichmäßig fein gekörntelt (Taf. I Fig. 10). Die Kerne sind unregelmäßig in der ganzen Masse verteilt und unterscheiden sich wenig von den erstbeschriebenen. Sie sind vielleicht etwas größer geworden, haben jetzt häufiger als früher ovale Gestalt und die dunklen Körnchen in ihnen sind nicht mehr so gut sichtbar. Jedwede Abgrenzung des Plasmas um die Kerne fehlte vollständig.

Nachdem die Versuche, solche alte Cysten durch Aufbewahren in einer feuchten Atmosphäre zur Weiterentwicklung zu bringen, gescheitert waren, setzte ich sie der Einwirkung eines Extraktes von Chylusdärmen der Schaben aus. Zu dem Zwecke wurden ca. 12 von ihren Anhängen gesäuberte Mitteldärme auf einem Objektträger fein zerhackt und dieses Gemenge mit einigen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung in einem kleinen Reagenzröhrchen 6 Stunden bei 37° aufbewahrt. In einen Tropfen dieses filtrierten Extraktes brachte ich einige Cysten unter das Deckglas. Aber selbst nach tagelangem Verweilen in dieser Flüssigkeit war keine Andeutung einer Weiterentwicklung zu bemerken. Auch das Aufbewahren eines solchen mit Paraffin abgeschlossenen Präparats bei 25° nutzte nichts; die Cysten starben vielmehr nach einiger Zeit ab. — Schließlich machte ich noch den Versuch, die Cysten oder vielmehr den Kot, welcher sie enthielt, direkt an Schaben zu verfüttern. Die ausgehungerten Tiere nahmen die Kotstückchen, die ich ihnen, in einen Brei von Mehl und Zucker getaucht, auf der Spitze einer Präpariernadel darbot, begierig und in reichlicher Menge auf. Nach 6, 12, 24 und 48 Stunden wurden sie getötet. In ihrem Mitteldarm, im letzten

Falle in dem Enddarm der betreffenden Schabe, fand ich die Cysten wieder, aber merkwürdigerweise immer noch unverändert. Leider ließen sich diese Versuche aus Mangel an Material — die Cysten sind in dem abgelegten Kote nur sehr vereinzelt anzutreffen — vorläufig nicht weiter ausdehnen. Ich gedenke sie nach Beschaffung reichlicherer Mengen Kotes von gut infizierten Schaben wieder anzunehmen, da sie meines Erachtens zum Ziele führen müssen. Eine andere Übertragung des Parasiten, als durch das Fressen cystenhaltigen Kotes, ist unwahrscheinlich; das Vorhandensein eines Zwischenwirts noch unwahrscheinlicher. Woran unter diesen Umständen die Weiterentwicklung der von mir verfütterten Cysten scheiterte, blieb mir unerklärlich. Möglicherweise liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Entamoeba coli*, von deren Cysten sich nach SCHAUDINN (03) nur 10—20 Proz. entwickeln, die übrigen dagegen zugrunde gehen.

Nach alledem vermeide ich es natürlich, mich in Spekulationen über das weitere Schicksal der Amöbencysten zu ergehen, möchte aber noch erwähnen, daß im Enddarm der *Blatta orientalis*, besonders in dem stark infizierter Exemplare kleine amöboide Körper vorkommen, die aller Wahrscheinlichkeit nach in den Zeugungskreis der *Amoeba blattae* gehören. Sie messen 6—8  $\mu$  im Durchmesser und bestehen aus zwei deutlich voneinander unterschiedenen Körperzonen. Die äußere ist vollständig hyalin und bildet lappenförmige Pseudopodien, die innere ist stark granuliert. In dem granulierten Körperteil liegt ein großer runder Kern, der in seinem Aussehen den in den Cysten vorhandenen Kernen gleicht. Er enthält viele stark lichtbrechende Körnchen und färbt sich intensiv mit Methylgrün. In physiologischer Kochsalzlösung aufbewahrt gingen diese Organismen leider bald zugrunde. — Außer diesen Formen findet man häufig kleine, etwa 10—12  $\mu$  große Amöben mit fließender Bewegung, ganz ähnlich derjenigen der *Amoeba blattae*. Ihr Plasma ist sehr hyalin. Ein dunkler granulierter Körper ist meistens, aber nicht immer in ihnen sichtbar und wohl als Kern aufzufassen. Eine kontraktile Vakuole fehlt. Die Pseudopodien sind lappen- bis fingerförmig, können aber auch spitz auslaufen. Nach ihrem ganzen Habitus scheint diese Amöbe ein Jugendstadium der *Amoeba blattae* zu sein.

#### ***Amoeba proteus* (PALL).**

\* Die sehr merkwürdigen Strukturverhältnisse der *Amoeba blattae* veranlaßten mich, auch den feineren Bau anderer Amöben vergleichs-

weise zu studieren. Bekanntlich hat GREEFF (91) wiederholt eine deutlich fibrilläre Struktur im Ektoplasma der von ihm untersuchten Erdamöben beschrieben. Sie ist in lebenden Tieren nicht sichtbar, tritt aber nach ihm bei Fixation mit Osmiumsäure deutlich hervor. Auf Schnittpreparaten sah er, daß das Ektoplasma einen radiär faserigen Bau hatte und daß die einzelnen Fasern mit feinen glänzenden Körperchen endeten, welche an der Innenseite der „Hautschicht“ in gewisser Regelmäßigkeit verteilt waren. GREEFF schrieb diesen Fasern kontraktile Eigenschaften zu und verglich die „Hautschicht“ der Erdamöben geradezu mit dem Hautmuskelschlauch der Metazoen. Das Endoplasma zeigt dagegen einen ganz anderen Bau. Es ist weich, leichtflüssig und durchaus homogen. Zahlreiche charakteristische Körnchen, die GREEFF als Elementar- und Glanzgranula unterscheidet, sind ihm eingelagert. Meines Wissens sind diese Untersuchungen GREEFF's nie wiederholt worden; sie würden, falls sie sich bestätigten, unsere heutige Auffassung vom Bau der Amöben sehr modifizieren. Da die *Amoeba terricola*, die eine ziemlich seltene Form ist, mir nicht zu Gebote stand, mußte ich mir vorläufig die Nachuntersuchung der GREEFF'schen Angaben versagen und studierte daher *Amoeba proteus* eingehender. In neuerer Zeit hat KLEMENSIEWICZ (98) den Bau einer so benannten Amöbe genauer verfolgt, im Anschluß an seine Untersuchungen „über den Bau und die Tätigkeit der Eiterzellen“. KLEMENSIEWICZ unterließ es, eine Beschreibung der von ihm studierten Amöbenform zu geben; er spricht nur von *Amoeba proteus* ohne Angabe ihrer Charaktere. Es bleibt daher unsicher, ob ich dieselbe Form untersucht habe wie er. Ich glaube aber nicht, daß ein wesentlicher Unterschied im feinsten Bau der heute unter dem Namen *Amoeba proteus* kursierenden Amöben besteht. — An dieser Stelle seien mir einige Bemerkungen über die „Spezies“ *Amoeba proteus* gestattet. GRUBER hat in seinen „Studien über Amöben“ (84 b) die Spezies *Amoeba proteus* (PALL) in sechs verschiedene Arten aufgelöst, die er als *Amoeba prima*, *secunda*, *tertia*, *quarta*, *quinta* und *proteus* unterscheidet. Maßgebend hierfür waren ihm Abweichungen in der Konsistenz des Protoplasmas, der Form der Pseudopodien, der Art und Menge der Einschlüsse, auch der Nahrungskörper, ferner die Zahl der kontraktilen Vakuolen und die Zahl und Form der Kerne. Die eigentliche *Amoeba proteus* soll durch den ständigen Besitz eines einzigen Kerns charakterisiert sein, die übrigen aber sämtlich mehrere Kerne haben. Alle diese Formen sollen nebeneinander in ein und demselben Gewässer zu finden sein. Wenn auch zugegeben werden muß, daß unter den

*Amoeba proteus* ähnlichen Süßwasserformen manche in dem Verhältnis ihres Ekto- und Endoplasmas zueinander, sowie in der Form der Pseudopodien und der dadurch bedingten allgemeinen Gestalt gewisse Unterschiede zeigen, so scheinen mir diese Merkmale doch nicht konstant genug, um auf sie hin neue Arten gründen zu können. Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal GRUBER's aber, die Zahl der Kerne, halte ich nach meinen Beobachtungen für nicht haltbar. Die von mir untersuchten *Amoeba proteus* stammten aus drei verschiedenen Aquarien, deren Inhalt von zwei voneinander weit entfernten Fundorten (Heidelberg, Berlin) herrührte. Sie besaßen mit ganz wenigen Ausnahmen sämtlich einen Kern. Diese wenigen Exemplare enthielten zwei Kerne, niemals mehr, die den in Einzahl vorhandenen Kernen vollständig glichen. Die Kerne hatten gemäß den beiden Orten, woher die Amöben stammten, zweierlei Typus. Entweder waren sie meist scheibenförmig mit häufig eingebuchtetem Rande und enthielten eine der Membran anliegende Körnchenschicht und einen großen centralen Binnenkörper von unregelmäßiger Form, oder sie hatten kuglige bis ellipsoidische Gestalt und enthielten zahlreiche regellos verteilte kuglige Chromatinkörner, die selbst wieder aus kleineren locker zusammengefügt waren. Der Binnenkörper des ersten Typus hat, wie sich an Schnittpräparaten nachweisen läßt (Taf. I Fig. 12), eine sehr engmaschig wabige Struktur, enthält viele kleinere und größere Körnchen und ist von der peripheren Chromatinzone durch eine schmale Zone Kernsaft getrennt; also ganz der Bau, den nach GRUBER (83) der Kern der *Amoeba proteus* hat. Die genaue Übereinstimmung dieses Kerntypus mit der von GRUBER gegebenen Beschreibung veranlaßt mich, die Amöben, welche ihn enthielten, als typische *Amoeba proteus* zu beanspruchen. Gleichzeitig muß ich aber betonen, daß ich neben vielen einkernigen auch einige Individuen fand, welche zwei genau nach dem gleichen Typus gebaute Kerne besaßen, so daß an einen genetischen Zusammenhang dieser zweikernigen Exemplare mit den einkernigen nicht zu zweifeln ist. Vielkernige Zustände der *Amoeba proteus* sind, wie eingangs erwähnt, öfter beschrieben worden, n. a. von BÜTSCHLI (76), in einer früheren 1883 erschienenen Arbeit von GRUBER selbst, und von SCHEEL (99), vorausgesetzt, daß seine Spezies *Amoeba proteus* war. In einigen von dem verstorbenen Professor v. ERLANGER angefertigten, mir gütigst zur Durchsicht überlassenen Schnittpräparaten einer in allen sonstigen Punkten mit *Amoeba proteus* identischen Süßwasseramöbe finde ich Kerne, die sich von dem eben geschilderten der *Amoeba proteus* nur dadurch unterscheiden, daß sich wahr-

scheinlich infolge der Konservierung das Chromatin der peripheren Zone auf den Binnenkörper zurückgezogen hat, der nun aus einem Haufen von Chromatinkörnchen zu bestehen scheint. Die Kerne sind in äußerst verschiedener Zahl vorhanden, von einem bis zu vielen Hunderten. Solche in sehr großer Menge vorkommende, entsprechend kleine Kerne bestehen aus einem kugligen Körper fein gekörnelter achromatischer Substanz, dem ein bis zahlreiche meist kuglige oder ellipsoidische Chromatinbrocken eingelagert sind. Durch diesen Bau unterscheiden sie sich wesentlich von den zahlreichen Kernen, welche SCHEEL in seinen encystierten *Amoeba proteus* gefunden hat. Dieselben sollen aus einem Chromatinbrocken bestanden haben, in dem die achromatische Masse vakuolenartig eingelagert war. Die von Prof. v. ERLANGER konservierten Amöben befanden sich sämtlich in unencystiertem Zustande. Irgend welche Anzeichen einer Mitosis waren an den Kernen nie zu erkennen.

Die Einkernigkeit kann demnach nicht als charakteristisch für *Amoeba proteus* angesehen werden. In einer späteren aus dem Jahre 1894 stammenden Arbeit spricht GRUBER übrigens selbst von einem zweikernigen Exemplar seiner *Amoeba proteus*, so daß er seine frühere Ansicht von der steten Einkernigkeit dieser Form aufgegeben zu haben scheint. Mit dem Zugeständnis der gelegentlichen Mehrkernigkeit der *Amoeba proteus* fällt aber gleichzeitig ihr wichtigstes Unterscheidungsmerkmal von dem als *Amoeba prima*, *secunda*, *tertia*, *quarta* und *quinta* bezeichneten Form. Über die Anzahl der Kerne in diesen neuen Arten macht GRUBER auch keine sehr bestimmten Angaben. Wir können sie also nicht wohl als gut charakterisierte Arten ansehen. Ich halte die Auffassung LEIDY's und früherer Forscher für richtiger, welche der Spezies *Amoeba proteus*, was die Zahl der Kerne, die Form ihrer Pseudopodien und die Natur der Einschlüsse anbetrifft, nicht so enge Grenzen setzen. Über die Berechtigung, mehrkernige Amöben von einkernigen, die ihnen in allen anderen wesentlichen Punkten gleichen, als besondere Arten zu trennen, dürfte erst eine genauere Kenntnis ihrer Fortpflanzung, als wir sie heute besitzen, entscheiden können. Die *Amoeba binucleata* GRUBER z. B. ist nach der genauen Darstellung ihrer Fortpflanzung durch SCHAUDINN als eine gut charakterisierte Spezies zu betrachten. Indessen halte ich ebenso wie GRUBER den Bau des Nucleus für ein wichtiges Merkmal bei der Unterscheidung von Arten. Der zweite oben beschriebene Kerntypus, den ich bei den von mir untersuchten *Amoeba proteus* fand, wich erheblich von dem der typischen *Amoeba proteus*

ab. Er glich vollkommen dem von WALLICH (63 a) für seine *Amoeba villosa* beschriebenen und abgebildeten Kern. Auch in dem ständigen Besitz eines Zottenanhangs am hinteren Ende stimmte meine Amöbe mit der WALLICH's überein, weswegen ich sie für identisch mit letzterer Art halte. Trotzdem ist, wie auch schon CARTER (63 a) bemerkt, auf das Vorhandensein eines Zottenanhangs kein großer systematischer Wert zu legen; denn einmal ist er bei einer ganzen Anzahl Amöben beschrieben worden und dann stellt er nur eine vorübergehende Erscheinung dar. Ebenso wie BÜTSCHLI (92, p. 201 ff.) habe ich ihn bei *Amoeba proteus* an allen möglichen Stellen entstehen und verschwinden sehen, meist an zurückfließenden Pseudopodien, zuweilen an der ganzen Oberfläche des Tieres. BÜTSCHLI hält die Zottenbildung für eine Schrumpfungerscheinung der membranartigen Außenschicht, welche infolge schnelleren Abflusses des inneren Plasmas auftritt. Jedenfalls ist sie bei *Amoeba villosa* regelmäßig vorhanden und nicht so vergänglich wie bei der typischen *Amoeba proteus*.

Nach dieser Erörterung komme ich auf die Besprechung der Ansicht KLEMENSIEWICZ' über den feineren Bau des Amöbenkörpers zurück. Auf Schnittpräparaten seiner *Amoeba proteus* will sich KLEMENSIEWICZ überzeugen haben, daß „die ganze Zellmasse ein Netzwerk von Fasern darstellt, welches im Ektoplasma fein und engmaschig, im Innern mehr grobmaschig ist. Die Maschenräume des Netzwerkes sind erfüllt mit einer homogenen, anscheinend zähflüssigen Masse, in welcher Vakuolen und Granula eingebettet liegen. Im Ektoplasma sind die Vakuolen klein und die Granula äußerst fein. Im Endoplasma sind die Vakuolen größer, mitunter sehr groß, die Granula von wechselnder Größe. Die Fasern des Netzwerkes selbst sind nicht homogen und glatt, sondern in dieselben sind Granula eingelagert. An besonders günstigen Stellen macht es den Eindruck, als ob die Fasern aus einem System aneinandergereihter Granula beständen.“ KLEMENSIEWICZ schließt sich hiermit teils der Lehre von dem fibrillären Bau des Plasmas, teils der Granulattheorie an. Er hält den Bau des Amöbenkörpers für deutlich fibrillär, mit dem Hinzufügen, die Fibrillen scheinen von aneinandergereihten Granula gebildet zu werden. Des weiteren betont er aber auch, daß „nicht alle Maschen von einer gleichmäßig tingierbaren homogenen Plasmamasse erfüllt sind, sondern daß nicht tingierte bläschenförmige Gebilde in wechselnder, oft zahlreicher Menge vorhanden sind.“

Die Befunde KLEMENSIEWICZ' hat BÜTSCHLI (1900, p. 516) bereits im Jahre 1900 einer kurzen Kritik unterzogen, worauf hiermit hingewiesen sei.

Auf welche Weise KLEMENSIEWICZ Fibrillen im Plasma seiner Amöbe entdecken konnte, ist mir trotz sorgfältigen Studiums zahlreicher guter Schnittpräparate unklar geblieben; es sei denn, daß er eine ganz andere Amöbenart studiert hätte. Die von mir untersuchten Schnitte waren  $2\ \mu$  dick, die Amöben mit Pikrinschwefelsäure-Osmium, oder mit Chromosmiumessigsäure fixiert, und die Schnitte mit FLEMMING's Dreifarbungsgemisch oder Hämatoxylinkalinmehromat gefärbt. Von einem fibrillären Netzwerk war niemals auch nur eine Andeutung zu sehen. Zunächst fand ich auf meinen Schnitten keine deutliche Trennung von Ekto- und Endoplasma, was ja häufig auch an der lebenden Amöbe nicht zu unterscheiden ist. Dagegen zeigten manche Schnitte eine sehr dunkel tingierte Pellicula, unter der sich ein gleichmäßiger heller und schmaler Saum hinzog (Taf. I Fig. 12). Das Plasma war durchaus fein alveolär gebaut und zwar sehr unregelmäßig (Taf. I Fig. 11 u. 13). Die kleinsten Maschen, welche die eigentliche Struktur bildeten, waren etwa  $\frac{1}{2}\ \mu$  groß. Sie wurden aber durch zahlreiche größere, zuweilen längliche Vakuolen unterbrochen, vielleicht diejenigen, welche in den Maschen von KLEMENSIEWICZ' Netzwerk liegen. Die Gerüstsubstanz des Wabenwerkes ist ziemlich dicht und enthält viele kleinste, nicht besonders gefärbte Körnchen. Außerdem sind durch das ganze Plasma stark tingierbare,  $1-3\ \mu$  große Kügelchen verteilt, die sog. Eiweißkügelchen, die später genauer beschrieben werden sollen. Gut gefärbte Schnitte mit starker Vergrößerung betrachtet (ZEISS 2 mm, Apochr. Oc. 8 u. 12) zeigen diese Struktur der *Amoeba proteus* mit aller wünschenswerten Deutlichkeit und beweisen ohne weiteres, daß das faserige Netzwerk, welches KLEMENSIEWICZ gesehen haben will, bei *Amoeba proteus* nicht vorhanden ist.

Inwieweit der von mir gesehene alveoläre Bau des Plasmas mit der Struktur in der lebenden Amöbe übereinstimmt, ist schwer zu sagen. Auch in gepreßten Amöben sieht man derartig feine Alveolen, wie sie die Schnitte zeigen, nicht. Indessen ist an anderen günstigeren Objekten eine Struktur im Ektoplasma schon im Leben öfter beobachtet worden. So hat namentlich BÜTSCHLI (92, p. 70—74) an Pseudopodien der *Amoeba radiosa* EHRENB. und des *Hyalopus* (*Gromia*) Dujardini M. SCH. eine maschige Struktur öfter wahrgenommen, aber nur dann, wenn die Fortsätze im Begriff waren eingezogen zu werden. In den hyalinen Pseudopodien der lebenden *Amoeba proteus* ist auch, wenn sie eingezogen werden, kein Maschenwerk zu sehen. Wohl aber bemerkt man darin eine große Menge eben noch sichtbarer, stark lichtbrechender Körnchen, die



durch eine sehr lebhafte tanzende Bewegung (sog. Molekularbewegung) ausgezeichnet sind, eine Beobachtung, die BÜTSCHLI (92, p. 75) u. a. gleichfalls machten. In Pseudopodien, die in Bildung begriffen sind, sieht man, daß diese Körnchen bis zum äußersten Rande hin gewirbelt werden. Vermutlich sind sie mit denjenigen Körnchen identisch, die sich auf Schnittpräparaten in dem Gerüstwerk finden. Von den sog. Elementar- und Glanzgranula GREEFF's unterscheiden sie sich durch ihre geringere Größe, ihre stetige sehr lebhafte Bewegung und ferner dadurch, daß sie sich intra vitam mit Neutralrot tingieren. Letzteres tun die GREEFF'schen Granula nicht, auch fehlt diesen die charakteristische tanzende Bewegung. Die GREEFF'schen Granula treten besonders deutlich über der kontraktilen Vakuole hervor, und zwar sind die Elementargranula blaß, homogen und stäbchen- bis keulenförmig, die Glanzgranula etwas stärker lichtbrechend und knlgig. Auf Schnitten kann man sie mit Sicherheit nicht mehr erkennen.

Die sog. Eiweißkugeln. Ein regelmäßig vorhandener, jedoch in bezug auf Größe und Menge sehr schwankender Bestandteil der von mir untersuchten *Amoeba proteus* und *villosa* waren die ziemlich stark lichtbrechenden, homogenen Kügelchen, über deren Natur sich zahlreiche, aber abweichende Angaben in der früheren Literatur finden. Bereits AUERBACH (56) erwähnt sie in seiner Amöbenarbeit als Inhaltkörper der *Amoeba proteus*. Ihm fiel auch schon die Mannigfaltigkeit ihrer Zahl und Größe auf. Einige spätere Forscher schrieben den Kügelchen geschlechtliche Funktionen zu; so namentlich WALLICH (63b) und CARTER (63). In den sog. „Sarkoblasten“ des ersteren sind die fraglichen Gebilde unschwer wieder zu erkennen. Auch die „reproductive cells“ CARTER's mögen, soweit sie nicht kleine Kerne waren, identisch mit ihnen sein. Auch die Kernnatur der Kügelchen ist öfter verfochten worden; GRUBER (83a) hielt sie für chromatinhaltig, aber dennoch nicht für die eigentlichen Kerne, die er an ihrer Membran und dem nukleusartigen Binnenkörper richtig erkannte. BRANDT (81 u. 83) ist gerade entgegengesetzter Ansicht. Nach ihm sind die homogenen Kugeln der *Amoeba proteus* „kompakte Nukleinkugeln“, und zwar die eigentlichen Kerne, weil er sie schon in kleinen Amöben fand, in denen er die bisher als Kerne bezeichneten Gebilde noch nicht nachweisen konnte. Letztere wären nach seiner Ansicht vielmehr Fortpflanzungskörper. Sehr merkwürdige Gründe führt er als Belege für diese Behauptung an. Der verständlichste ist noch der, daß sich die Kugeln mit Hämatoxylin stärker tingieren als die „Kerne“ der früheren Autoren.

Dann aber erachtet er auch ihre Löslichkeit in Ammoniak und Soda-lösung und ihre Unlöslichkeit in denselben Flüssigkeiten, wenn sie vorher mit Alkohol behandelt waren, für Beweise ihrer Kernnatur. Der Name Eiweißkugeln, mit dem diese Inbaltkörper der *Amoeba proteus* in neuerer Zeit von HOFER (89) und SCHEEL (99) bezeichnet wurden, rührt von SCHNEIDER (58) her und wurde von ihm auf ähnliche Einschlüsse des Radiolars *Thalassicolla caerulea* angewendet. R. HERTWIG hat ihn offenbar von SCHNEIDER in seine Radiolarienarbeiten übernommen, und so dürfte er wohl in HOFER's und SCHEEL's Arbeiten Eingang gefunden haben. Indessen ist die Berechtigung dieser Bezeichnung durch eine genauere Prüfung bisher noch von keinem Untersucher erwiesen worden.

Meine Aufmerksamkeit erregten die homogenen Kugeln durch ihre auffallend starke Färbbarkeit mit verdünntem essigsanren DELAFIELD'schen Hämatoxylin, vorzugsweise nach vorausgegangener Fixation mit Jodalkohol (70 proz.). Die Kugeln neben den Farbstoff schneller auf als die Kerne und sind dann purpurrot bis violett gefärbt, je nach der Konzentration des Hämatoxylins, während der Nukleus blan erscheint. Diese charakteristische Eigentümlichkeit haben die Kugeln mit den sog. „roten Körnchen“ BÜTSCHLI's (90, 96) gemeinsam, die von ihm bei vielen Einzelligen: Cyanophyceen, Bakterien, Diatomeen, Flagellaten, Fadenalgen und einem Pilz gefunden worden sind. LAUTERBORN (96) untersuchte sie später bei zahlreichen Diatomeen, wo sie meist ein ganz bestimmtes Lageverhältnis zum Kern zeigen. Er bemerkt übrigens, daß er sie auch bei einzelnen Exemplaren der *Amoeba villosa*, *Arcella vulgaris* und *Gromia mutabilis* gefunden habe. Die Kugeln der Diatomeen prüfte er eingehender und erklärte als ihr wesentlichstes Merkmal ihre schon von BÜTSCHLI nachgewiesene intensive und charakteristische Färbbarkeit mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin und ihre Blaufärbung mit Methylenblau *intra vitam*. Hinsichtlich ihrer chemischen Natur, die er sorgfältig prüfte, kam er zu keinem endgültigen Resultat.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen weichen von denen LAUTERBORN's in mancher Hinsicht ab, in anderer bilden sie Ergänzungen dazu. Sowohl in *Amoeba proteus* wie in *Amoeba villosa* fand ich die Kügelchen außerordentlich zahlreich; jedoch schwankte ihre Zahl und Größe in weiten Grenzen. Die Höchstzahl, welche ich beobachtete, war etwa 150, so daß sie bei ihrer ansehnlichen Größe — sie erreichten vereinzelt 7  $\mu$  im Durchmesser — einen erheblichen Bestandteil der Amöben ausmachten. Die untere Grenze ihres Durchmessers ist schwer anzugeben. Wenn sie deut-

lich erkennbar sind, beträgt er etwa  $1\ \mu$ , doch kommen noch kleinere vor. Man findet meist, daß die Größe der Kügelchen in ein und derselben Amöbe nicht sehr verschieden ist. In der Beschreibung ihres Aussehens im lebenden und ungefärbten Tiere stimme ich vollkommen mit LAUTERBORN überein, der ihnen „einen eigentümlichen matten Glanz und einen schwach milchbläulichen Schimmer“ zuschreibt. Ihr Aggregatzustand ist jedenfalls zähflüssig bis weich, wie man folgendermaßen feststellen kann: wenn man unter einem Deckgläschen möglichst große Kügelchen durch Zerquetschen der Amöbe isoliert und dann das Deckglas unter gleichzeitigem Drucke auf dem Objektträger hin- und herschiebt, so werden die Kügelchen stäbchenförmig, wie ein weicher Teig, den man ebenso behandelt. Nach Aufhören des Druckes runden sie sich wieder etwas ab. Kommen sie jedoch vor dem Quetschen mit absolutem Alkohol in Berührung, so werden sie gebärtet und zerspringen\* dann beim Quetschen in einer Weise, die für feste Körper von nicht zu barter Konsistenz charakteristisch ist; sie werden dann nämlich von radiären, je nach der Stärke des Druckes verschiedenen tiefgehenden Spalten zerklüftet. Nach Behandlung mit absolutem Alkohol kann man auch mit stärksten Vergrößerungen keine Gerinnungsstruktur an ihnen wahrnehmen; sie sehen nach wie vor völlig homogen aus. Wird eine Amöbe auf einem Glimmerplättchen angetrocknet und dann erhitzt, so werden die Kügelchen erst bei Glühhitze braun und schließlich schwarz; gleichzeitig treten in ihrem Innern Hohlräume auf.

15proz. Salz- und Salpetersäure lösen die Kügelchen auf. Sehr stark verdünnte (2proz.) Alkalien und Ammoniak ebenfalls. Deshalb darf man die mit saurem DELAFIELD'schen Hämatoxylin gefärbten Amöben nicht mit ammoniakhaltigem Wasser auswaschen. Auch wenn sie zuvor mit absolutem Alkohol fixiert waren, verschwinden die Kügelchen sofort unter erheblichen Quellungserscheinungen, aber ohne Gasentwicklung, was ich gegenüber der Angabe BRANDT's betonen möchte.

Erhitzt man eine in Wasser befindliche Amöbe auf dem Wasserbade, so sind die Kügelchen nach 2–3 Minuten vollständig verschwunden. In kaltem Wasser dauert die Auflösung isolierter Kügelchen etwa 24 Stunden.

Die von BÜTSCHLI und LAUTERBORN angegebene Vitalfärbung der sog. roten Körnchen der Diatomeen mit Methylenblau gelingt bei lebenden Amöben nicht. Erst wenn man sie durch Zerquetschen der Amöbe isoliert hat, tritt Tinktion ein. Sie färben sich dann blau mit einem Stich ins Violette. In die lebenden Amöben dringt

das Methylenblau selbst nach tagelanger Einwirkung nicht ein. Es unterscheidet sich hierin sehr vom Neutralrot, womit die Färbung der Kügelchen in der lebenden Amöbe schon nach kurzer Zeit und sehr intensiv erfolgt. Die Färbung der Kügelchen mit Neutralrot ist gewöhnlich nicht gleichmäßig; gewisse Partien, manchmal gerade die eine Hälfte der Kugel, färben sich dunkelrot, der Rest rosenrot; oder es liegen in dem helleren Teil verschieden kleine dunkelrote Kügelchen. Immer bemerkt man, daß die äußerste Schicht stärker tingiert ist, was seinen Grund wahrscheinlich in einer dichteren Beschaffenheit der Oberfläche hat. Hiermit stimmt auch das Verhalten der Kugeln gegen künstlichen Magensaft überein. Schon nach kurzer Einwirkung treten in den Kugeln eine oder mehrere kleine Vakuolen auf, die größer werden, miteinander verschmelzen und schließlich die ganze Kugel bis auf eine schmale periphere Zone ausfüllen. Letztere widersteht der Verdauung bedeutend länger. Nach 12stündigem Verweilen im Wärmeschrank bei 37° war sie noch sichtbar, aber nach ca. 24 Stunden war auch dieser Rest völlig gelöst. — Eine wesentliche Differenz von den Diatomeenkugeln zeigen die der Amöben in ihrem Verhalten gegen Jodlösung und Bismarckbraun. Nach LAUTERBORN's Versuchen blieben die Körnchen der Diatomeen in der gebräuchlichen Jodtinktur ungefärbt. Bismarckbraun tingierte sie in lebendem Zustande braunrötlich. Gerade das Gegenteil ist bei den Amöbenkugeln der Fall. Die frischen Kugeln tingieren sich mit wässriger oder alkoholischer Jodlösung kastanienbraun, und zwar in ähnlicher Weise wie mit Neutralrot, nämlich manche Partien dunkler als andere; die Peripherie stets am stärksten. Zusatz von Schwefelsäure bewirkt keine Blaufärbung, sondern macht die braune Farbe nur intensiver. Bismarckbraun dagegen färbt gar nicht; sogar nach mehrtägigem Verweilen der Amöbe in der Farblösung erschienen die Kugeln ganz unverändert. HOFER (89) bemerkt in seiner wiederholt angeführten Arbeit, daß bei Vitalfärbung mit Bismarckbraun die Eiweißkugeln, welche vorher wegen des gleichen Lichtbrechungsvermögens mit dem Plasma unsichtbar waren, einen blaßgelben Ton annahmen. Hiernach muß ich vermuten, daß er etwas anderes gesehen hat als die von mir beschriebenen Eiweißkugeln, die auch in der ungefärbten Amöbe wegen ihrer stärkeren Lichtbrechung auffallen und sich mit Bismarckbraun *intra vitam* nicht färben. Die Beobachtung HOFER's stimmt indessen vollkommen mit derjenigen überein, welche ich, wie weiter unten mitgeteilt werden wird, bezüglich der Kristalle machte. Diese werden zwar von Bismarckbraun nicht gefärbt, nach Einwirkung dieses Farbstoffes erscheinen sie

aber von einer schwach gelb gefärbten Vakuole umgeben, die für gewöhnlich nicht zu sehen ist.

Sehr eigentümlich ist das Verhalten der Kugeln gegen MILLONS Reagenz. Das gewöhnliche Verfahren, Hinzufügen des Reagens zu der zu prüfenden Substanz und darauf folgendes gelindes Erhitzen führt zu keinem Ergebnis. Die Kugeln verschwinden sofort ohne Gasentwicklung oder Quellungerscheinung. Dagegen färben sie sich deutlich rot bis rotviolett, wenn man die auf einem Glimmerplättchen angetrocknete Amöbe über einer kleinen Flamme stärker erhitzt und dann das Reagens hinzufügt.

Diese Reaktionen, 1. das Festwerden der ursprünglich zähflüssigen Kugeln nach Einwirkung von absolutem Alkohol, 2. die unter gewissen Bedingungen eintretende Rotfärbung mittels des MILLONS'schen Reagens und 3. das Verkohlen in starker Hitze scheinen mir auf einen Eiweißgehalt der Kugeln hinzuweisen.

Nach Abschluß meiner Untersuchungen wurde ich auf die soeben erschienene Arbeit ARTHUR MEYER's (04) aufmerksam, betitelt: „Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins“, die für die Beurteilung der chemischen Natur der sog. Eiweißkugeln wichtig ist. MEYER bezeichnet als „Volutinkugeln“ rundliche Gebilde, die meist aus einer zähflüssigen, seltener festen, nach seiner Ansicht manchmal sogar kristallinen Substanz bestehen und bei der Mehrzahl der Thallophyten vorzukommen scheinen. Daß es sich um die von BÜTSCHLI zuerst in weiterer Verbreitung nachgewiesenen und hierauf von LAUTERBORN bei den Diatomeen studierten roten Körnchen handelt, unterliegt keiner Frage. MEYER kommt hauptsächlich auf Grund von Farbenreaktionen, die er an Bakterienvolutin anstellte, zu dem Resultat, daß die Volutine saure oder gesättigte Verbindungen der Nukleinsäuren mit irgend einer Base (wahrscheinlich organischer Natur) seien. Der Begriff „Volutin“ bezeichnet also eine größere Anzahl chemisch und morphologisch, je nach den Organismen, in denen es vorkommt, nicht ganz übereinstimmender Einschlüsse des Protoplasmas, und er wäre im analogen Sinne anzuwenden, wie die althergebrachten Bezeichnungen „Fette und Kohlehydrate“, mit denen es auch den Charakter eines Reservestoffes teilt. Ich würde bei dieser allgemeinen Fassung des Begriffes nicht anstehen, die Eiweißkugeln der Amöben für ein „Volutin“ zu erklären, wenn nicht MEYER ausdrücklich betonte, die MILLONS'sche Reaktion auf seine Körper erfolglos angewendet zu haben. Deshalb könne er das Volutin auch nicht als ein Nukleoprotein ansehen. Wie gesagt, zeigten die Kugeln der Amöben, wenn sie in

oben angegebener Weise behandelt waren, eine deutliche Rotfärbung, weswegen ich, trotzdem sie in frischem Zustande in MILLON'S Reagens verschwinden, an ihren Tyrosingehalt glaube. Aus zwingenden äußeren Gründen ist es mir jetzt leider nicht mehr möglich, das Verhalten der Eiweißkugeln der Amöben zu den anderen von MEYER verwendeten Reagentien zu prüfen.

Die kristallinen Einschlüsse. Die auffällige Menge kristallinischer Einschlüsse, welche die von mir untersuchten *Amoeba proteus* und *Amoeba villosa* enthielten, veranlaßte mich, diese Gehilde genauer zu studieren. Solche Kristalle sind bei Protozoen weit verbreitet und sowohl bei Süß- wie bei Seewasserformen gefunden werden. Parasitären Formen scheinen sie zu fehlen. SCHAUDINN (03) erwähnt sie bei seiner Beschreibung der *Endamoeba coli* und *hystolitica* nicht und auch ich habe sie bei *Amoeba blattae* nicht finden können. AUERBACH (56) beschrieb sie zuerst näher bei seiner *Amoeba actinophora* und gab auch gute Abbildungen von ihnen. Durch Behandlung mit Alkalien und Säuren überzeugte er sich, daß die Kristalle nicht aus Fett bestanden, sondern eine anorganische Substanz sein mußten. Bei *Amoeba proteus* fand er sie nicht. Dagegen wurden sie auch bei dieser Amöbe von vielen Forschern beobachtet und beschrieben, jedoch ihre chemische Natur nicht eingehender geprüft oder nur vermutungsweise Angaben hierüber gemacht. CARTER (63) beschrieb sie als Oktaeder, stellte ihre Löslichkeit in Salpetersäure fest und glaubte deshalb, daß sie aus oxalsaurem Kalk bestünden. Er bemerkt, daß sie auch bei zahlreichen Ciliaten häufig und vielleicht allen Protozoen eigentümlich seien. WALLICH (63c) hält sie für einen regelmäßigen Bestandteil seiner *Amoeba villosa*; aus ihrer Löslichkeit in Salzsäure schließt er auf kohlen-sauren Kalk. Auch bei beschalteten Süßwasserrhizopoden, Euglyphen und Arcellen und bei der Radiolariengattung *Acanthometra* hat er sie gefunden. — Zu einer dritten abweichenden Meinung kam GREEFF (66). Er fand sie sowohl in Erdamöben als in *Amoeba proteus*, unterzog aber nur die Kristalle der letzteren einer genaueren Prüfung. Danach hätten sie die Form „einer Doppelpyramide mit einem in der Mitte eingefügten kleinen glänzenden nach außen vorspringenden Knöpfchen. Auf Zusatz von 20proz. Kalilauge verschwand das Kristalloid mit Ausnahme des seitlichen Knöpfchens, und bei 2proz. Essigsäure das Knöpfchen, während die Doppelpyramide unverändert blieb.“ Hieraus folgert GREEFF, „daß der Hauptteil des

kristallinenischen Glanzgranulum aus organischer, das seitlich eingefügte Knöpfchen aber aus anorganischer Substanz, Kalksalz, besteht“.

BÜTSCHLI (78 p. 251), der die Kristalle in Flagellaten und Ciliaten fand, hielt sie für Produkte des Stoffwechsels und nannte sie später (80—82 p. 103) Exkretkörner. Ebenso wie CARTER vermutete er in ihnen oxalsaurer Kalk. Auf seine Veranlassung stellte SCHEWIAKOFF (93) ausgedehntere Untersuchungen über die Natur der Paramaeciumkristalle an, die RHUMBLER (81) für Harnsäure erklärt hatte. SCHEWIAKOFF kam zu dem Ergebnis, daß sie aus phosphorsaurem Kalk bestehen und in ihrer Menge und Ausbildung von der Art der aufgenommenen Nahrung abhängen. Ganz ähnliche Ergebnisse erzielten SCHAUDINN (99 p. 48 ff.) und AWERIN-ZEFF (03) bezüglich der in *Trichosphaerium sieboldi*, resp. in einigen anderen marinen Rhizopoden, *Gromia* und *Haliphysma*, vorkommenden Exkretkörnchen. Jedoch gelang SCHAUDINN auch der Harnsäurenachweis, weshalb er die Ansicht vertritt, daß unter den Exkretkörnern neben phosphorsaurem Kalk auch Harnsäurekristalle vorhanden seien. Nachdem so die gleichartige chemische Natur der Kristalle bei zum Teil weit voneinander im System entfernten Protozoenformen erwiesen worden war, erschien es von vornherein wahrscheinlich, daß auch die Kristalle der *Amoeba proteus* phosphorsaurer Kalk seien. Trotzdem kam STOLC (02) auf Grund neuerer Untersuchung dieser Amöbe zu dem Ergebnis, daß sie dem Leucin nahe stehen müßten. Als Belege für die Richtigkeit seiner Behauptung führt er die Übereinstimmung der Kristalle mit Leucin in folgenden Punkten an:

1. in der leichten Löslichkeit beider Substanzen in Wasser, Basen und Säuren.
2. in ihrer Unlöslichkeit in Alkohol.
3. in ihrem Verhalten gegenüber der SCHERER'schen und der Sublimationsprobe.

Demgegenüber möchte ich bemerken, daß die von STOLC als SCHERER'sche Probe bezeichnete Operation die gewöhnlich unter diesem Namen verstandene Reaktion überhaupt nicht ist, sondern nichts weiter als ein modifizierter Eiweißnachweis. STOLC ließ einen Tropfen Wasser, der eine Amöbe enthielt, auf dem Objektträger vorsichtig verdampfen und setzte einen Tropfen Salpetersäure hinzu, worauf die Kristalle verschwanden. Bei Zusatz von etwas Natronlauge färbte sich das Plasma danach schön gelbbraun. Hieraus soll — nach STOLC — gefolgert werden, „daß im Körper der Amöbe ein Stoff vorhanden ist, der in Übereinstimmung mit dem Leucin die

SCHERER'sche Reaktion liefert“. GORUP gibt aber in seinem Lehrbuch der chemischen Physiologie folgendes als die SCHERER'sche Leucinreaktion an: „dampft man Leucin mit Salpetersäure auf Platinblech vorsichtig ein, so bleibt ein farbloser Rückstand, der sich beim Erwärmen mit etwas Natronlauge löst und wie ein Öltropfen auf dem heißen Platinblech herumrollt, ohne dasselbe zu benetzen.“ —

Die Sublimationsprobe glaubt STOLC dadurch erbracht zu haben, daß er eine isolierte Amöbe auf dem Objektträger erwärmte und darauf an Stelle der Kristalle bell erscheinende Hohlräume im Plasma beobachtete. Die Unzulänglichkeit dieser Beweise für die von STOLC behauptete Natur der Kristalle liegt auf der Hand.

Meine Untersuchungen über diesen Gegenstand führten mich zu einem ganz anderen Resultat, das aber, wie ich im voraus bemerken will, auch von den Ergebnissen SCHEWIAKOFF's nicht nennenswert abweicht. Zunächst sei noch bemerkt, daß die Form der Kristalle durchaus nicht mit derjenigen übereinstimmt, welche das aus tierischen Flüssigkeiten abgeschiedene Leucin anzunehmen pflegt. Nach KOSSSEL<sup>1)</sup> erscheint letzteres „in Form schwach lichtbrechender Knollen oder Kugeln, die entweder ganz hyalin sind oder radiale Streifung zeigen, in einzelnen Fällen auch aus dünnen doppelt brechenden Blättchen bestehen, die rosettenförmig gruppiert sind und oft einen Winkel von 70—110° erkennen lassen.“ Die Kristalle der *Amoeba proteus* und *villosa* dagegen haben in den meisten Fällen die Gestalt vierseitiger Doppelpyramiden mit abgestumpften Polen oder die rhombischer Blättchen. Zwischen gekreuzten Nikols betrachtet, erweisen sie sich als doppelt brechend. An isolierten Kristallen überzeugt man sich, daß sie völlig farblos sind. Ihre Größe beträgt 2—5  $\mu$ . Sie sind im ganzen Plasma unregelmäßig zerstreut, soweit kein Ektoplasma ausgebildet ist. Dieses ist immer frei von ihnen. Zuweilen sind sie in kleinen Haufen angeordnet, meistens liegen sie jedoch einzeln. STOLC gibt an, daß sie in kleinen Vakuolen liegen. Hiervon ist an normalen lebenden Amöben nichts zu sehen, sie scheinen vielmehr stets direkt im Plasma zu liegen. Bringt man dagegen eine lebende Amöbe in sehr verdünnte Bismarckbraunlösung, so sieht man nach einiger Zeit viele Kristalle, einzeln oder zu mehreren, von einem schwach gelb gefärbten kugligen Hof umgeben, an dem eine Hülle nicht wahrnehmbar ist, der also sicher einen wässrigen Flüssigkeitstropfen darstellt. Ob es sich hier um

<sup>1)</sup> BEHRNS, KOSSSEL und SCHIEFFERDECKER: Das Mikroskop, Braunschweig 1889.



schon früher vorhandene Vakuolen um die Kristalle handelt, deren Inhalt sich färbte, oder ob diese Vakuolen erst durch den Einfluß des Farbstoffes entstehen, ist schwer zu entscheiden. Aber bei weitem nicht alle Kristalle liegen in solchen Vakuolen, der größere Teil liegt unmittelbar im Plasma. Hieraus scheint eher hervorzugehen, daß die Flüssigkeitstropfen erst nachträglich entstanden sind. Isoliert man diese gefärbten Flüssigkeitstropfen im Wasser, so verschwindet der Farbstoff nach einigen Minuten, ohne daß der Tropfen selbst aneinanderfließt. Bei Anwendung der Neutralrotlösung treten um die Kristalle keine derartigen Vakuolen hervor.

Die Prüfung der Kristalle hinsichtlich ihres chemischen Verhaltens ergab folgendes:

In Äther und Alkohol sind sie so gut wie unlöslich, in Wasser werden sie dagegen nach der Isolation leicht und vollständig gelöst, leichter sogar als in verdünnten Säuren. Die Auflösung geschieht durch gleichmäßiges Abschmelzen. Irgend ein Rückstand, wie ihn GREEFF gefunden haben will, ließ sich nicht beobachten. Die völlige Auflösung der isolierten Kristalle in kaltem Wasser war in längstens 20 Minuten geschehen, auf dem Wasserbade erhitzt, waren sie schon nach einer Minute gänzlich verschwunden.

In starker Hitze schmelzen die Kristalle, wahrscheinlich in ihrem eigenen Kristallwasser. Erhitzt man einige auf einem Glimmerblättchen eingetrocknete Amöben über der Flamme, so verlieren die Kristalle ihre scharfen Kanten, ihr Brechungsindex ändert sich und schließlich fließen sie teilweise zusammen. Ihr weiteres Schicksal bei noch erhöhter Temperatur ist nicht zu verfolgen, da sich dann das Plasma zu bräunen beginnt und eine Unterscheidung der Inhaltskörper unmöglich macht.

In konzentrierter Kali- oder Natronlauge erfolgt die Auflösung so schnell, daß man sie unter dem Mikroskop nicht verfolgen kann, auch 3,5proz. Lauge löst sehr rasch. Ammoniak ist bedeutend weniger wirksam, in konzentrierter Ammoniaklösung dauert die Auflösung ca. 10 Minuten.

Nach diesen allgemeinen Untersuchungen stellte ich zunächst die Murexidprobe auf Harnsäure an. Sie ergab bei mehrfacher Wiederholung stets ein negatives Resultat. Danach prüfte ich nach dem Vorgange SCHEWIAKOFF's sogleich auf Calcium und Phosphorsäure. Zu dem Zwecke brachte ich 6 Amöben auf einem Objektträger in einen möglichst kleinen Tropfen destillierten Wassers und zog ihn dann einige Male durch die Flamme, um durch diese plötzliche Erhitzung die Amöben zum Zerfließen zu bringen. Darauf

wurde vorsichtig zur Trockene eingedampft, zu dem Rückstand ein Tropfen sehr verdünnter schwach ammoniakalischer Salmiaklösung hinzugesetzt und dann ein Tropfen einer ebenfalls stark verdünnten Ammoniumoxalatlösung. Als die Flüssigkeit nach einiger Zeit mäßig verdunstet war, beobachtete man zwei schon durch ihre Größe verschiedene Kristallformen, eine Menge großer Nadeln und Prismen von überschüssigem Ammoniumoxalat, und weniger zahlreiche flache quadratische Pyramiden. In Wasser sind die großen Kristalle leicht, die kleinen nicht löslich. Durch ihre meist sehr schön ausgeprägte Briefknvertform und ihre Löslichkeit in schwacher Salzsäure erweisen sie sich als Calciumoxalat. Um nun festzustellen, daß die immerhin geringe Menge von ausgefallenem Kalk nicht etwa in dem destillierten Wasser, worin die Amöben auf den Objektträger gebracht wurden, vorhanden gewesen sei, brachte ich in derselben Weise die angewendeten Reagentien sowie einen Tropfen destillierten Wassers auf eine andere reine Stelle des Objektträgers. Ebenso wie vorher bildeten sich große Mengen kristallinischen Ammoniumoxalats, das aber in Wasser gänzlich verschwand.

Der Nachweis der Phosphorsäure gelang mittels Ammoniummolybdatlösung, die mit einigen Tropfen konzentrierter Salpetersäure versetzt war, in der in gleicher Weise wie bei dem Kalknachweis hergestellten Lösung einiger Amöben sehr schön. Das phosphormolybdänsaure Ammonium fiel nach einiger Zeit in Gestalt der sehr charakteristischen gelbgefärbten, abgerundeten Hexaeder und Oktaeder aus.

Durch einfachen Zusatz von etwas ammoniakalischem Ammoniumoxalat, resp. des mit Salpetersäure versetzten Ammoniummolybdat zu isolierten Amöben unter dem Deckglas gelingt der Nachweis des Calciums, resp. der Phosphorsäure sehr schwer, da sich nach Auflösung der ursprünglichen Kristalle die neuen meist im Plasma der Amöben selbst bilden und darin nicht leicht wahrzunehmen sind. Andere Reagentien, wie Schwefelsäure auf Calcium und Silbernitratlösung auf Phosphorsäure verwendete ich ebenfalls mit Erfolg. Jedoch verdienen die zuerst angewandten vor diesen den Vorzug.

Durch die beschriebenen Reaktionen war der Nachweis von Calcium und Phosphorsäure in den Amöbenkrystallen geliefert. Indessen stößt die genauere Bestimmung des phosphorsauren Calciumsalzes infolge des Verhaltens der Kristalle gegen Wasser und Alkalien auf große Schwierigkeiten. Sicher ist, daß es sich nur um ein Salz der Orthophosphorsäure handeln kann, da die Verbindungen der Pyro- und Metaphosphorsäure in wäßrigen Lösungen nicht be-

ständig sind. Die Calciumsalze der Orthophosphorsäure sind aber in Alkalien unlöslich, selbst in mikroskopischen Mengen. Es bleibt unter diesen Umständen nur übrig, ein Doppelsalz der Phosphorsäure vielleicht mit Kalium oder Natrium anzunehmen, wodurch wahrscheinlich die Löslichkeit solcher minimaler Mengen in Alkalien bedingt wird.

Die schwierige Wiedergabe der Strukturverhältnisse des Plasmas der *Amoeba blattae* ließ es empfehlenswert erscheinen, einige Mikrophotogramme beizufügen, die von Herrn Professor BÜTSCHLI angeführt wurden. Ihm fühle ich mich für seine vielfache Unterstützung und Anregung zu verbindlichstem Danke verpflichtet. Auch Herrn Professor SCHUBERG danke ich ergebenst für die mir häufig und bereitwilligst erteilten Ratschläge.

Heidelberg, Juli 1904.

#### Nachtrag.

G. N. CALKINS veröffentlichte in Band V Heft 1 dieser Zeitschrift eine Arbeit, betitelt: „Evidences of a Sexual-cycle in the Life History of *Amoeba proteus*“, die also längere Zeit nach Niederschrift meiner Untersuchungen erschien und deshalb nicht berücksichtigt werden konnte. Ich muß jedoch hier nachträglich einige Worte über CALKINS' Beobachtungen und Deutungen hinzufügen. Auf Grund neuer Beobachtungen über die Kernteilung der *Amoeba proteus*, die auf analoge Verhältnisse hinweisen, wie sie SCHAUDINN bei *Polystomella*, *Centropyxis*, *Chlamydiophris* und den Amöben des menschlichen Darms und R. HERTWIG bei *Arcella* fanden, hält CALKINS das Auftreten einer Geschlechtsgeneration im Entwicklungszyklus der *Amoeba proteus* für sehr wahrscheinlich, eine Meinung, die bereits SCHAUDINN (03) in seinen Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden aussprach, und welche nun CALKINS durch seine Befunde wesentlich gestützt zu haben glaubt. Die Entwicklung der *Amoeba proteus* soll nach CALKINS' Hypothesen folgendermaßen verlaufen: Durch Konjugation gegenwärtig noch unbekannter Sporen (d. h. Schwärmsprößlinge, Flagellosporen oder Pseudopodiosporen) entsteht eine Amöbe, die vielleicht mit der seither als *Amoeba radiosa* geltenden Form identisch sei. Diese wachse zu der wohlbekannten *Amoeba proteus* heran, welche sich vegetativ durch Teilung oder, nach SCHEEL, durch

Encystierung und Bildung von Pseudopodiosporen, d. h. kleiner Amöben, vermehrt. Diese amöboiden Schwärmsporen werden zu großen Amöben mit vielen Kernen und wandeln sich hierauf in pelomyxaähnliche Organismen um, die mehrere Hundert Kerne zweiter Ordnung enthalten und sich schließlich encystieren. Was aus diesen vielkernigen Cysten wird, ist noch unbekannt; doch soll die Analogie dieses Entwicklungsganges mit dem der obengenannten Rhizopoden kaum daran zweifeln lassen, daß aus ihnen entweder Flagellosporen oder Pseudopodiosporen hervorgehen. — CALKINS' Beobachtungen betreffen die Vorgänge, die sich während der Umwandlung der von SCHEEL gefundenen einkernigen Pseudopodiosporen in die, viele Hundert Kerne enthaltenden pelomyxaähnlichen Formen abspielen, d. h. eigentlich die Vorgänge bei dem Übergang einkerniger Zustände der *Amoeba proteus* in vielkernige. — Zunächst halte ich es nicht für sicher, daß CALKINS dieselbe Amöbe untersuchte, wie seiner Zeit SCHEEL, da, wie oben erwähnt, SCHEEL eine genaue Charakterisierung seiner Amöbe unterließ und CALKINS die SCHEEL'schen Beobachtungen an der von ihm untersuchten Form nicht etwa wiederholte. Der von CALKINS aufgestellte Entwicklungszyklus beruht also nur auf der Annahme, daß das Stadium der *Amoeba proteus*, an das seine Untersuchungen anknüpfen, eine herangewachsene Pseudopodiospore der SCHEEL'schen Amöbe sei. Dagegen muß ich die von CALKINS untersuchten Amöben nach dem Bau des Kerns, so wie ihn CALKINS schildert, für identisch mit der auch von mir untersuchten *Amoeba villosa* WALLICH (p. 80 n. 84) halten. Zwar erwähnt CALKINS den der *Amoeba villosa* eigentümlichen Zottenanhang nicht, indessen scheint mir dieser oft nicht stark ausgeprägte Anhang bei der Charakteristik dieser Amöben erst in zweiter Linie in Betracht zu kommen, andererseits aber ist die Übereinstimmung der von mir bei *Amoeba villosa* gesehenen Kerne mit den von CALKINS beschriebenen und abgebildeten eine so große, daß ich an der Identität seiner Art mit der meinigen nicht zweifle. Der Kern der CALKINS'schen Amöbe unterscheidet sich von dem, den ich nach dem Vorgange GRUBER's als charakteristisch für *Amoeba proteus* ansehe, durch den Mangel des Binnenkörpers. Bei *Amoeba villosa* fand ich öfter solche Kerne, wie sie CALKINS in den Fig. 13—17 abbildet, glaubte aber solche Zustände nicht als Mitosen deuten zu dürfen. CALKINS sah an ihnen ebenfalls weder Polplatten, noch Chromosome, noch Spindelfasern; auch eine Teilung der central gelegenen Chromatinkörnchen stellte er nicht fest. Diese sollen vielmehr passiv in zwei Gruppen geschieden werden und an zwei entgegengesetzte

Kernpole gelangen. Ich bin der Meinung, daß nur der von CALKINS in Fig. 14 abgebildete Kern es einigermaßen ermöglicht, an eine Mitose zu denken, indessen erscheinen mir die von dem central gelegenen Chromatinhaufen dieses Kerns, der „nuclear Plate“ (CALKINS), nach der peripheren Chromatinkörnchenzone regellos verlaufenden Chromatinreihen allein solch eine Annahme nicht genügend zu begründen. Ferner ist, meiner Meinung nach, die Ähnlichkeit des in Fig. 17 abgebildeten Kerns mit der „mitotic figure of a micronucleus in the telophase“ gleichfalls mehr als gering. Dieser Kern sieht eher aus, als ob er in direkter Zweiteilung begriffen wäre, kann jedoch ebensowohl eine bedeutungslose gestaltliche Abweichung sein. Im übrigen steht die von CALKINS beschriebene Mitosis im Widerspruch mit der von AWERINZEFF 1904 angeblich an *Amoeba proteus* beobachteten, die auf ganz andere, und zwar typische Weise verlief. Vielleicht könnte sich dieser Widerspruch dadurch erklären, daß CALKINS nicht *Amoeba proteus*, sondern *Amoeba villosa* untersuchte, oder daß AWERINZEFF eine dritte abweichende Form studierte. Die Schilderung und die Abbildungen, welche CALKINS von dem Zerfall dieser primären Kerne in Haufen von Chromatinkörnern gibt, lassen dagegen keine Zweifel zu. Wie oben ausgeführt (p. 26), fand ich in Schnittpräparaten von *Amoeba proteus* Individuen mit einem bis zu vielen Hundert Kernen. Für die Bildungsweise dieser Kerne, ob durch Zerfall „primärer“ Kerne in Chromatinhaufen und Umwandlung der Granula in „sekundäre“ Kerne, oder durch Teilung auf direktem oder indirektem Wege, fand sich indessen keinerlei Anhalt. Ferner enthielten die Amöben niemals eine „große homogene Chromatinmasse“, wie CALKINS für einige Fälle angibt. Die zahlreichen kleinen Kerne meiner Amöbe wichen insofern von denen, welche CALKINS beschreibt, ab, als die Chromatinkörnchen nicht peripher in der achromatischen Grundsubstanz angeordnet waren, sondern regellos in ihr verteilt lagen. Auch waren diese Amöben niemals encystiert. Eine gewisse Unsicherheit hinsichtlich des von CALKINS beschriebenen Zerfalls der Primärkerne in Chromatinkörner muß ich jedoch darin finden, daß CALKINS von den regelmäßig vorkommenden, oben genauer beschriebenen Volutingranula, die sich wie Chromatin färben, gar nicht spricht, weshalb die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß die von ihm geschilderten Chromatinkörner im Amöbenplasma, wenigstens teilweise, solche Volutinkörner (resp. Tröpfchen) gewesen seien.

Schließlich muß ich noch auf einen Punkt hinweisen, welcher der von CALKINS vertretenen Auffassung widerspricht, daß die heran-

gewachsene vielkernige Generation der *Amoeba proteus*, die sich encystiert, identisch sei mit gewissen Formen, welche bisher dem Genus *Pelomyxa* zugeteilt wurden. Die Ähnlichkeit zwischen den Kernen der *Pelomyxa* und den sekundären Kernen seiner Amöben bewog CALKINS zu dieser Ansicht. Er betont aber wiederholt, daß sich in den Amöben, die viele Hundert kleine sekundäre Kerne enthalten und ebenso in deren Cysten stets noch 1—2 große primäre Kerne als sog. „residual nuclei“ unverbraucht vorfinden (p. 3 Fig. 27). Bekanntlich sind die Kerne von *Pelomyxa* sämtlich gleich gebaut — ein durch Größe und Struktur auffällig abweichender Kern fand sich bis jetzt bei diesen Rhizopoden nicht. Darin ist doch ein wesentlicher Unterschied zwischen *Pelomyxa* und den von CALKINS beschriebenen Amöbenstadien zu erblicken. Alles in allem bin ich zwar ebenso wie SCHAUDINN und CALKINS von dem zeitweiligen Auftreten einer Geschlechtsgeneration im Entwicklungszyklus der *Amoeba proteus* überzeugt, kann aber nicht zugeben, daß diese Annahme durch die neuen Befunde CALKINS eine erhebliche Stütze gefunden hätte.

Ratzburg (Lauenburg), Februar 1905.

### Literaturverzeichnis.

- 56) AUERNACH, B.: Über die Einzelligkeit der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII 1856.
- 63) AWERINZEFF, S.: Beiträge zur Kenntnis der marinen Rhizopoden. Mitteil. d. zool. Stat. Neapel Bd. XVI 1903.
- 64) —: Über die Teilung bei *Amoeba proteus*. Vorl. Mitteil. Zool. Anz. Bd. XXVII 1904.
- 81) BRANDT, K.: Über die Färbung lebender einzelliger Organismen. Biol. Centralbl. Bd. I 1881.
- 83) —: Referat der GRUBER'schen Arbeit: Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. III 1883.
- 76) BÜTSCHLI, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenb. Nat. Gesellsch. Frankf. Bd. X 1876.
- 78) —: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX 1878.
- 80) —: Protozoa. Bd. I. v. BRONN's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs 1880—82.
- 90) —: Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.
- 92) —: Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

- 96) —: Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896.
- 00) —: Meine Ansicht über den Bau des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI 1900.
- 63 a) CARTER, H. J.: On *Amoeba princeps* and its Reproductive Cells compared with *Aethalium*, *Pythium*, *Mucor* and *Achlya*. Annals and magazine of Natural History Vol. XII ser. 3 1863.
- 63 b) —: On the value of the villi on the surface of amoeba as a specific distinction. Ibid. 1863.
- 41) DUJARDIN, F.: Histoire naturelle des Zoophytes infusoires. Paris 1841.
- 91) FRENZEL, J.: Die Bedeutung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI 1891.
- 92) —: Protozoen von Argentinien. Cassel 1892.
- 81) GRASSI, B.: Contribuzione allo Studio delle amibe. Rendic. d. R. ist. Lomb. (2) Vol. XIV 1881.
- 66) GREIFF, R.: Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II 1866.
- 74) —: *Pelomyxa palustris*, ein amöbenartiger Organismus des süßen Wassers. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. X 1874.
- 88) —: Studien über Protozoen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Natnrwiss. Marburg 1888.
- 91) —: Über den Organismus der Amöben, insbesondere über die Anwesenheit motorischer Fibrillen im Ektoplasma von *Amoeba terricola*. Biol. Centralbl. Bd. XI 1891.
- 92) —: Über Amöben. Biol. Centralbl. Bd. XII 1892.
- 83 a) GRUBER, A.: Bemerkungen über die Kerne von *Actinosphaerium* und *Amoeba proteus*. Biol. Centralbl. Bd. III 1883.
- 83 b) —: Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38 1883.
- 84 a) —: Über Kern und Kernteilung bei Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40 1884.
- 84 b) —: Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41 1884.
- 86) —: Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmaschichten im Weichkörper der Rhizopoden. Biol. Centralbl. Bd. VI 1886.
- 92) —: Eine Mitteilung über Kernvermehrung und Schwärmerbildung bei Süßwasserhizopoden. Ber. d. Nat.-Ges. Freiburg Bd. VI 1892.
- 94) —: Amöbenstudien. Ber. d. Nat.-Ges. Freiburg Bd. VIII 1894.
- 99) —: Über grüne Amöben. Ibid. Bd. XI 1899.
- 04) —: Über *Amoeba viridis* LEIDY. Abdruck a. d. Festschr. z. 70. Geburtstage von A. Weismann. Jena 1904.
- 76) HERTWIG, R.: Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876.
- 99) —: Über Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*. In Festschr. für Kupffer. Jena 1899.
- 89) HOFER, B.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. Bd. 24 1889.
- 98) KLEMENSIEWICZ, R.: Neue Untersuchungen über den Bau und die Tätigkeit der Eizellen. Mitteil. d. Vereins d. Ärzte in Steiermark Jahrg. 35 1898.
- 96) LAUTERBORN, R.: Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.

- 79a) LEIDY, J.: On *Amoeba blattae*. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1879.  
 79b) —: Freshwater rhizopods of North America. Washington 1879.  
 88) MEISSNER, M.: Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46 1888.  
 79) MKRESCHKOWSKY, C. v.: Studien über Protozoen des nördlichen Rußlands. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI 1879.  
 04) MEYER, ARTHUR: Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volvins. Botan. Ztg. Heft 7 1904.  
 57) PICK, F. J.: Einige Mitteilungen über die lebenden Rhizopoden Wiens. Verh. d. Zool.-Bot. Vereins Wien Bd. VII 1857.  
 97) PROWAZEK, S.: Amöbenstudien. Biol. Centralhl. Bd. XVII 1897.  
 81) RHUMBLER, L.: Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46 1881.  
 94) SCHAUDINN, F.: Kernteilung und nachfolgende Körperteilung bei *Amoeba crystalligera*. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin Bd. 38 1894.  
 96) —: Über die Teilung von *Amoeba hinckleata*. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin Jahrg. 1895 Nr. 6.  
 96) —: Über den Zeugungskreis der *Paramoeba Eilhardi*. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1896.  
 99) —: Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium Sieboldii*. Anh. z. d. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1899.  
 03) —: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arch. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XIX Heft 3 1903.  
 99) SCHEEL, C.: Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Abdr. a. d. Festschr. für Knipfer Jena 1899.  
 93) SCHWIAKOFF, W.: Über die Natur der sog. Exkretkörner bei Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII 1893.  
 58) SCHNEIDER, A.: Über zwei neue Thalassicollen von Messina. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1858.  
 74) SCHULZE, F. E.: Rhizopodenstudien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. X 1874.  
 39) SIEBOLD, TH. v.: Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere. Danzig 1839.  
 97) SMITH, J. C.: The sporular development of the *Amoeba villosa*. Amer. monthly, micr. Journ. Vol. XVIII 1897.  
 00) STOLC, A.: Beobachtungen und Versuche über die Verdauung und Bildung der Kohlehydrate bei einem amöbenartigen Organismus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 68 1900.  
 02) —: Über das Verhalten des Neutralrots im lebendigen Protoplasma. Zeitschr. f. allg. Phys. Bd. I Heft 3 1902.  
 63a) WALLICH, G. C.: On an undescribed indigenous form of *Amoeba*. Ann. and magaz. of nat. history ser. 3 Vol. XI 1863.  
 63b) —: On *Amoeba villosa*. Ibid. ser. 3 Vol. XI 1863.  
 63c) —: Further observations on the distinctive characters and reproductive phenomena of the amoeban Rhizopods. Ibid. ser. 3 Bd. XII 1863.  
 04) ZUELZER, M.: Beiträge zur Kenntnis von *Diffugia bruceolata* CARTER. Arch. f. Protistenk. Bd. IV Heft 2 1904.



## Tafelerklärung.

## Tafel I.

Figg. 1—10 von *Amoeba blattae* BÜTSCHLI.

Fig. 1. Lebende Amöbe mit schwach ausgeprägter Streifung, ovalem Kern *n*, Stärkekörnern *st*, und am hinteren hyalinen Ende herausragenden Bakterienfäden.

Fig. 2. In lebhafter Bewegung begriffene Amöbe mit sehr deutlicher Streifung. Der Kern *n* enthält einige Nukleolen und ist an einer Stelle etwas ausgestülpt.

Fig. 3. Schnitt durch eine *Amoeba blattae*. Chromosminmessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat, Säurefuchsin. Beide Plasmasorten sind sehr innig miteinander gemischt, daher überall gleichmäßige grobe Wabenstruktur. Seitlich zwei ausgestoßene Stärkekörner.

Fig. 4. Kleiner Teil der dunklen Partie des Schnittes 5 stärker vergrößert. Die Wände des Gerüstwerkes sind verhältnismäßig dick und enthalten viele feine stark färbbare Körnchen.

Fig. 5. Schnitt durch *Amoeba blattae*. Chromosminmessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat, Säurefuchsin. Beide Plasmasorten streng voneinander gesondert. In dem dunklen Teile *d. pl.* einige Inseln des lichtereren Plasmas *l. pl.* In beiden Teilen, hauptsächlich aber in dem hellen, ist die Struktur sehr deutlich.

Fig. 6. Kern der *Amoeba blattae* aus einem Schnittpräparat. Chromosminmessigsäure, Safranin, Gentianaviolett, Orange. Sowohl in dem centralen Teil, wie in der peripheren Körnchenzone ein wahiges Gerüstwerk; zahlreiche mit Safranin leuchtend rot gefärbte Nukleolen. Derbe Kernmembran.

Fig. 7. Teil eines Schnittes durch *Amoeba blattae*. Das dunkle Plasma peripher angeordnet, an manchen Stellen ganz allmählich in das lichte übergehend. Stark gefärbte Pellicula. Chromosminmessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat.

Fig. 8. Schnitt durch *Amoeba blattae*, an der rechten Seite etwas zerrissen. Das dunkle Plasma ganz unregelmäßig in dem lichten verteilt. Chromosminmessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat.

Fig. 9. Frisch gebildete Cyste aus dem Rektum der Schabe. 25 Kerne, die größtenteils an der Oberfläche eines Haufens von grobgranuliertem Plasma liegen. Der Rest der Cyste wird von hyalinem Plasma angefüllt. Vergr. 1000.

Fig. 10. Cyste aus lange Zeit trocken aufbewahrtm Kot der Schabe. 20 Kerne, die regellos, in dem verhältnismäßig fein gekörnelten Inhalt zerstreut liegen. Vergr. 1000.

Figg. 11—13 von *Amoeba proteus* PALL.

Fig. 11. Teil eines Schnittes von *Amoeba proteus* mit sehr schönem Kern. Pikrinschwefelsäureosmin, Hämatoxylin, Kaliumchromat, *ek.* Eiweißkügelchen. Obj. ZEISS 2 mm, Oc. 8.

Fig. 12. Ende eines Pseudopodiums der *Amoeba proteus*. Sehr deutliche Pellicula. FLEMING, Safranin, Gentianaviolett, Orange. Obj. 2 mm Oc. 8.

Fig. 13. Kleine Partie aus dem Schnitt Nr. 11, um die unregelmäßige wahige Struktur des Plasmas zu zeigen. Obj. 2 mm, Oc. 18.

## Tafel II.

Mikrophotogramme von Schnitten durch *Amoeba blattae*.

Fig. 1. Schnitt durch *Amoeba blattae*. Entspricht etwa dem auf Taf. I Fig. 8 gezeichneten. Chromosminmessigsäure, Safranin, Gentianaviolett, Orange. Vergr. 800.

Fig. 2. Teil eines Schnittes durch *Amoeba blattae*. Chromosminmessigsäure, Safranin, Gentianaviolett, Orange. Vergr. ca. 3000.

Fig. 3. Teil eines Schnittes durch *Amoeba blattae*. Chromosminmessigsäure, Safranin, Gentianaviolett, Orange. Die Plasmasorten sind scharf gegeneinander abgegrenzt und teilweise konzentrisch angeordnet. *n.* Nukleus, *m.* Kernmembran, *l.* *pl.* liches Plasma, *d. pl.* dunkles Plasma. Vergr. ca. 900.

Fig. 4. Schnitt durch *Amoeba blattae*. Chromosminmessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat. Um den Kern herum findet eine Vermischung der beiden Plasma sorten statt. *st.* Stärkekörner. Vergr. ca. 840. In Wasser photographierter Schnitt.

Fig. 5. Teil eines Schnittes durch *Amoeba blattae*. Chromosminmessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat. Faserung teilweise vorhanden und sehr fein. *st.* Stärkekörner. Vergr. ca. 1500.

Fig. 6. Teil eines Schnittes durch *Amoeba blattae*. Chromosminmessigsäure, Hämatoxylin, Kaliumchromat. Faserung etwas gröber, *st.* Stärkekörner. Vergr. ca. 840.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

## **Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle.**

(*Myxobolus neurobius* n. sp. u. *Henneguya nüsslini* n. sp.)

Von

**August Schuberg und Olav Schröder.**

(Hierzu Tafel III.)

---

### **Vorwort**

von

**A. Schuberg.**

Das Material zu der vorliegenden Untersuchung stammt aus Bachforellen, die mir im Mai 1894 von meinem damaligen Chef, dem Direktor des zoologischen Instituts an der Technischen Hochschule in Karlsruhe, Herrn Hofrat Prof. NÜSSLIN, zur Erstattung eines Gutachtens übergeben worden waren. Veranlassung zu diesem Gutachten war das ziemlich plötzlich eingetretene massenhafte Absterben von Forellen in der Gutach (Badischer Schwarzwald), unterhalb einer Fabrik. Die von anderer Seite vorgenommene Untersuchung auf Verunreinigung des Wassers ergab, da nur auf Ätzkalk untersucht worden war, zunächst keine Beweise dafür, daß die Forellen infolge der Einleitung von Abfallstoffen zugrunde gegangen seien. Da nun bei der genaueren mikroskopischen Untersuchung eine zum Teil ziemlich starke Infektion der Nerven durch Myxosporidien festgestellt wurde, so konnte anfänglich die Möglichkeit nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, daß diese Parasiten den Verlust der Forellen verursacht hatten. Im weiteren Verlaufe des gericht-

lichen Verfahrens, das von den Fischwasserbesitzern gegen die Fabrik angestrengt worden war, ergab sich jedoch, daß eine von chemischer Seite anfangs nicht in Betracht gezogene starke Verunreinigung des Wassers durch Zinkoxyd vorlag, welche wohl als genügende Veranlassung für das plötzliche Absterben der Forellen gelten mußte.

Das Material, das ich also nur zum Zwecke einer gerichtlichen Feststellung erhalten hatte, war weder ganz frisch, noch konnte es sonst in sorgfältiger Weise konserviert werden. Die Forellen, und damit die Myxosporidien, wurden nur einfach in Alkohol aufbewahrt. Infolgedessen erwies sich natürlich das Nervengewebe als sehr mangelhaft fixiert, während andererseits die Myxosporidien selbst recht brauchbar blieben und sich auch zur Untersuchung des Baues der Sporen als genügend konserviert zeigten.

Da es notwendig war, die Myxosporidien des Nervensystems neu zu benennen, haben wir ihnen den Namen *Myxobolus neurobius* SCHBG. u. SCHRÖDER. gegeben. Bei der genaueren Untersuchung der Myxosporidien des Nervensystems, die Herr Dr. O. SCHRÖDER im vergangenen Jahre mit mir zusammen vorzunehmen die Freundlichkeit hatte, entdeckte er im Bindegewebe der Haut noch eine zweite Form. Sie gehört einer anscheinend noch nicht beschriebenen Art der Gattung *Henneguya* an, für welche wir den Namen *Henneguya nüsslini* SCHBG. n. SCHRÖDER. gewählt haben.

Heidelberg, 23. Januar 1905.

---

### Technik.

Sowohl Cysten als Sporen wurden im ganzen wie auf Schnitten untersucht. Zur Beobachtung der Cysten von *Myxobolus neurobius* erwies sich am besten die Überführung der Nerven in verdünntes Glycerin. Auf dem Objektträger gelang es dann, die einzelnen Nervenfasern durch Zerzupfen zu isolieren. Die Sporen wurden ebenfalls in Glycerin oder aber in Wasser untersucht, nachdem sie durch Zerreißen der Cysten auf dem Objektträger freigelegt waren. Durch Zusatz von Jodtinktur färbten sich die Vakuolen ziemlich stark braun. Das Ansschnellen der Polfäden wurde durch Erwärmen isolierter, auf dem Deckgläschen aufgetrockneter Sporen in konzentrierter Schwefelsäure erreicht, gelang jedoch nicht immer ganz vollständig. Nach Abspülen in Wasser wurde mit 1proz. wässriger Methylenblaulösung gefärbt. Zur Herstellung von Schnitten wurde

in üblicher Weise in Paraffin eingebettet. Um eine gute Kernfärbung zu erzielen, wurden die Cysten 2—3 Tage in Boraxkarmin bei einer Temperatur von 56° C im Wärmeschränk gelassen. Hierdurch wurden die Sporen selbst nicht verändert. Die Schnittdicke betrug 3—5  $\mu$ . Zur Schnittfärbung wurden verschiedene Farbstoffe angewandt. Für das Studium der Kerne und Polkapseln erwies sich Methylenblau als sehr günstig. Auch Methylgrün ergab gute Resultate. In beiden Fällen, sowohl mit Methylenblau als auch mit Methylgrün, zeigten die mit Boraxkarmin durchgefärbten Präparate eine sehr scharfe Kernfärbung, wobei der ursprünglich rote Ton durch das Blau oder Grün allerdings vollständig verdeckt wurde. In nicht vorgefärbten Präparaten beschränkte sich dagegen die Färbung mit Methylenblau im wesentlichen nur auf die Polkapseln, welche bei den mit Boraxkarmin vorgefärbten Präparaten fast farblos blieben. Möglicherweise beruhte diese Nichtfärbung der Polkapseln in den durchgefärbten Präparaten nur auf einer kürzeren Einwirkung der Schnittfärbung. Wodurch die Unterschiede in der Färbung der Kerne und Polkapseln bei vorgefärbten und nicht vorgefärbten Objekten bewirkt werden, vermögen wir nicht anzugeben.

Eine schöne und differente Färbung erhält man auch nach Vorfärbung mit Boraxkarmin bei Anwendung der von BLOCHMANN modifizierten VAN GIESON'schen Färbung. Benutzt wurde eine 0.01 proz. Lösung von triphenylrosanilintrisulphosaurem Natrium in gesättigter wässriger Pikrinsäurelösung. Hierin wurden die Schnitte bis zu 12 Stunden belassen. Die Schale der Sporen färbte sich gelb, Sporoplasma und Polkapseln grün bei roter Kernfärbung. Außer diesen Methoden wurden noch mit wechselndem Erfolg die bekannten Färbungen, wie Eosin-Hämatoxylin, Gentianaviolett-Orange etc. benutzt.

### I. *Myxobolus neurobii*.

Während man schon seit langer Zeit aus fast allen Geweben der Fische Myxosporidien kannte, sind sie erst in neuerer Zeit auch als Parasiten des Nervensystems beschrieben worden, und zwar in zwei Fällen.

Der erste Fall wurde von L. PFEIFFER im Jahre 1892 an Äschen (*Thymallus vulgaris*) der Ilm und Saale festgestellt (93, S. 75). Alle vom Gehirn und Rückenmark ausgehenden Nerven zeigten sich von Myxosporidien infiziert. Die Cysten, denn andere Stadien wurden nicht beobachtet, hatten ihren Sitz in den Nervenfasern und zwar

zwischen der Schwann'schen und der Markscheide. In einzelnen Fällen sollen sie jedoch auch in die Markscheide selbst eingedrungen sein. Auf die nach PFEIFFER an den Äschen hervorgerufenen Krankheitserscheinungen werden wir weiter unten noch zurückkommen. Nach Durchsicht von Präparaten PFEIFFER's kam THÉLOHAN zu der Ansicht, daß die Myxosporidien der Thymallus-Nerven mit *Myxobolus mülleri* identisch seien (95, S. 156).

Der zweite Fall einer typischen Nerveninfektion durch Myxosporidien wurde von HENNEGUY entdeckt und von DOFLEIN (98, S. 332) genauer beschrieben.<sup>1)</sup> Es handelt sich um eine Microsporidie, *Nosema lophii* (DOFL.) (*Glingealophii* DOFL.). Ursprünglich ist die Infektion intracellulär, da die Cysten in den Ganglienzellen des Centralnervensystems liegen. Beim Heranwachsen treten sie, oft nach Zerstörung der Ganglienzellen, aus diesen heraus. Wenn viele Cysten dicht zusammenliegen, verursachen sie an den Nerven die Bildung von traubenförmigen Tumoren.

Das Vorkommen des *Myxobolus neurobins* in der Forelle stimmt mit den Angaben PFEIFFER's für die Myxosporidien der Äsche im wesentlichen überein. In fast allen Zweigen des Nervensystems konnten Cysten, und zwar meist in großer Zahl, nachgewiesen werden. Auch das Rückenmark<sup>2)</sup> war stark infiziert, so daß auf jedem Querschnitt zahlreiche Cysten getroffen wurden (Fig. 3). In den mit Methylenblau gefärbten Schnitten fallen diese durch die intensive Färbung der Sporen sofort deutlich auf. Die genauere Lage innerhalb des Rückenmarks läßt sich wegen dessen unzureichender Konservierung nicht näher angeben. Das Gehirn erwies sich als frei von Myxosporidien.

Die Gestalt der Cysten ist meist länglich, oft sogar im Verhältnis zum Durchmesser äußerst langgestreckt (Fig. 1); in anderen Fällen (Fig. 2) hatten sie eine fast kugelige Gestalt. Sie waren niemals so groß, daß man sie mit unbewaffnetem Auge hätte erkennen können, während PFEIFFER in den Äschen Tumoren bis zu Stecknadelkopfgroße fand, die mit bloßem Auge als weiße Körnchen auf und innerhalb von Nervenfasern erkennbar waren (93, S. 75). Die längsten Cysten maßen 0,9 mm bei einer Breite von 0,02 mm. In den Nerven-

<sup>1)</sup> Eine etwas versteckte Notiz HENNEGUY's in der großen Arbeit THÉLOHAN's scheint DOFLEIN entgangen zu sein; danach hatte schon HENNEGUY die „*Glingea*“ in den Spinalganglien von *Lophinus piscatorius* aufgefunden. Die von THÉLOHAN in Aussicht genommene genauere Untersuchung wurde aber durch seinen leider so frühen Tod vereitelt. (THÉLOHAN 95, S. 128 Fußnote.)

<sup>2)</sup> Bei den Äschen hat PFEIFFER Gehirn und Rückenmark nicht untersucht.

fasern selbst lagen sie zwischen der Schwann'schen und der Markscheide. Fig. 2 zeigt eine durch Zerpupfen isolierte Nervenfasern mit einer rundlichen Cyste. Das Nervenmark ist auf die Seite gedrängt und die Schwann'sche Scheide ist stark erweitert. Noch besser läßt sich der Sitz der Cysten auf Querschnitten durch Nervenfasern erkennen, wie sie in Fig. 4a—e dargestellt sind. Fig. 4e zeigt eine Cyste von der Art der Fig. 2 im Querschnitt; die starke Erweiterung der Schwann'schen Scheide ist deutlich zu erkennen, während das eigentliche Nervenmark nur zur Seite gedrängt erscheint. Fig. 4a—d geben Querschnitte durch langgestreckte Cysten mit nur geringem Durchmesser wieder, so daß im Querschnitt oft nur eine Spore getroffen ist. In einigen Fällen sieht man auf solchen Querschnitten die Sporen rings um die Markscheide herum angeordnet, so daß die Cyste eine Art Scheide um sie gebildet haben muß. Ein Eindringen der Sporen in die Markscheide oder in den Achsencylinder konnte nie beobachtet werden. Ob die Cysten selbst von einer Hülle umgeben sind, ließ sich nicht ermitteln. Ihr Inhalt bestand stets nur aus ausgebildeten Sporen; andere Entwicklungszustände waren nicht vorhanden.

Die Gestalt der Sporen (Fig. 5—8) ist, von der flacheren Seite betrachtet, breit eiförmig, von der Kante gesehen dagegen spindelförmig. Ihre Länge beträgt 10—12  $\mu$ , die Breite 8  $\mu$  und die Dicke 6  $\mu$ . Bei der Flächenansicht erscheint das Hinterende abgerundet, während das Vorderende, wenn auch nur wenig, verjüngt ist (Fig. 7). Die Schale ist ziemlich dick, wie die Betrachtung von der Kante erkennen läßt (Fig. 6). An der Randnaht (Fig. 6 u. 8n) ist sie zu einem leistenartigen Saum ausgezogen (Fig. 8), so daß sie bei Flächenansicht (Fig. 5) dicker erscheint als bei Betrachtung von der Kante. (Fig. 6). Falten an der Randnaht sind nicht vorhanden. Am Vorderende der Spore ist eine einfache Öffnung zum Austritt der Spiralfäden der Polkapseln (Fig. 5 u. 7). Das Sporenplasma nimmt weniger als die Hälfte des Volumens der Spore ein. Es ist vom Schalenrande wie von den Polkapseln deutlich getrennt. Dennoch ergaben einige Schnitte Bilder, aus denen man schließen konnte, daß sich das Sporoplasma, wenn auch nur in dünner Schicht, sowohl zwischen die Polkapseln als auch zwischen diese und die Schale erstreckt.

In der Mitte der Hauptmasse des Sporoplasmas liegt die große, stets kuglige Vakuole (Fig. 5—7v). In ihrem Innern kann man meist einen dunkleren, flockigen Inhalt erkennen, der gegen den Rand heller wird (Fig. 5 u. 6). Es handelt sich jedenfalls um durch die Konservierung gefällte Bestandteile der Vakuolenflüssigkeit; bei

Zusatz von Jodtinktur erschien dieser flockige Inhalt am stärksten gebräunt. Neben oder vor der Vakuole, in wechselnder Lage zu ihr, befindet sich der Kern. Auffallend war die Tatsache, daß stets nur ein einziger Kern beobachtet wurde, trotzdem zahlreiche Sporen verschiedener Cysten und aus verschiedenen Fischen darauf geprüft wurden. Die erzielte Kernfärbung war übrigens eine derart deutliche und typische, daß es sich um einen Beobachtungsfehler nicht handeln kann. Die Gestalt des Kernes ist selten kugelig wie bei anderen *Myxobolus*-Arten. Meist zeigte er im Querschnitt eine annähernd dreieckige oder ovale Form (Fig. 5 u. 6k). Die Färbung ist eine ziemlich homogene, da das Chromatin gleichmäßig im Kern verteilt ist.

Anßer der Vakuole und dem Kern sind im Sporoplasma keine Einschlüsse vorhanden.

Die Polkapseln erstrecken sich vom Vorderende bis etwa zur Mitte der Spore. Ihre Länge beträgt 6–7  $\mu$  bei einer Breite von etwa 2  $\mu$ . Sie berühren sich gegenseitig nicht und sind auch vom innern Schalenrande durch einen Zwischenraum getrennt. Nach vorn gehen sie ziemlich allmählich in den Halsteil über. Sie münden gemeinsam durch die oben schon erwähnte vordere Öffnung der Schale. Die Polkapselfäden sind in etwa 8–10 Windungen aufgerollt. Ihre Länge ließ sich nicht genau feststellen, da die Versuche, sie zum Ausschellen zu bringen, nicht genügend gelangen.

Die Polkapselkerne (Fig. 5 u. 6pk) waren immer deutlich zu erkennen. Ihre Lage war wechselnd, meist seitlich von den Polkapseln, seltener am Hinterende derselben. Sie sind langgestreckt oval oder hantelförmig. In letzterem Falle sind sie gekrümmt und liegen der Wölbung der Polkapseln dicht an (Fig. 5 u. 9a u. b). Ihr Chromatin ist meist derartig verteilt, daß es an beiden Enden der Polkapselkerne angehäuft ist. Hierdurch, wie durch die hantelförmige Gestalt der Kerne kann der Anschein erweckt werden, als seien zwei kleinere Kerne vorhanden (Fig. 9a u. b). Oft finden sich auch drei solche Chromatinanhäufungen in den Kernen, so z. B. in Fig. 6 an dem links gelegenen Polkapselkern.

Wegen der vollständigen Übereinstimmung des Vorkommens innerhalb der Nerven lag die Annahme nahe, daß die von uns gefundenen Myxosporidien mit den von PFEIFFER in der Äsche beobachteten identisch seien, nur so mehr, als ja auch die nahe Verwandtschaft der Äsche und Forelle dafür sprach. Auffällig ist allerdings, daß PFEIFFER angibt, die Forellen der Ilm nicht infiziert gefunden zu haben, während die Äschen sehr stark infiziert waren.



Ein Vergleich mit den Präparaten, die wir der Freundlichkeit des Herrn Geh. Medizinalrat PFEIFFER verdanken, ergab jedoch in der Tat die Identität der von PFEIFFER und uns untersuchten Myxosporidien. Sowohl Form wie Maße stimmen vollständig überein.

Die Myxosporidien der Äsche, welche PFEIFFER nicht benannt hatte, wurden nun, wie schon erwähnt, von THÉLOHAN als mit *Myxobolus mülleri* BÜTSCHLI identisch bestimmt; einer Art die an Kiemen und Flossen von *Squalius cephalus* und im Ovar und der Niere von *Phoxinus laevis* beobachtet wurde.<sup>1)</sup>

Die Zugehörigkeit zur Gattung *Myxobolus* ist ja nun zweifellos, wie durch die Anwesenheit der für die Myxobolidae charakteristischen Jodvakuole und den Mangel der Schwanzanhänge der Sporen (gegenüber *Henneguya* und *Hoferellus*) bewiesen wird. Daß die Bestimmung als *Myxobolus mülleri* aber unrichtig ist, geht aus folgendem Vergleich hervor:

	M. mülleri	M. neurobius	M. oviformis
	BÜTSCHLI	SCHBG. u. SCHERER	THÉL.
Sporenlänge:	10—12 $\mu$	10—12 $\mu$	10—12 $\mu$
Sporenbreite:	9—11 "	8 "	9 "
Sporendicke:	4—5 "	6 "	? "
Länge der Polkapseln:	5 " <sup>2)</sup>	6—7 "	6 "

Am deutlichsten spricht die Verschiedenheit in der Länge der Polkapseln dafür, daß es sich um verschiedene Arten handelt. Auch ist die Gestalt der von der Fläche betrachteten Spore mehr elliptisch als die fast kreisrunde von *Myxobolus mülleri*. Weitere Unterschiede bestehen in dem Fehlen der bei *Myxobolus mülleri* stets deutlichen Randfalten und des dreieckigen Fortsatzes der Schale zwischen den Polkapseln.

Die Myxosporidien aus den Nerven der Äsche und der Forelle sind also von *Myxobolus mülleri* sicher verschieden. Eine im Verhältnis zur Spore so beträchtliche Länge der Polkapseln wie bei unserer Form findet sich nur noch bei *Myxobolus oviformis* THÉL., welcher bei *Gobio fluviatilis* an Flossen, in Niere und Milz

<sup>1)</sup> HOFER erwähnt in seinem Verzeichnis der einzelnen, in einheimischen Fischen parasitierenden Myxosporidienarten das Vorkommen in den Nerven der Äsche irrtümlich bei *Myxobolus pfeifferi*, anstatt bei *M. mülleri* (04, S. 51). In dem Verzeichnis der bei den Fischen vorkommenden Krankheiten ist dagegen richtig *M. mülleri* als Erreger der PFEIFFER'schen „Polyneuritis parasitica“ angeführt. Anscheinend hat HOFER den Irrtum aus LARÉ (99, S. 99) übernommen, bei welchem die gleiche Verwechslung sich findet.

<sup>2)</sup> Bei HOFER ist die Länge der Polkapseln von *Myxobolus mülleri* wohl infolge eines Versehens auf 1,5  $\mu$  angegeben.

und bei *Lota vulgaris* an den Kiemen vorkommt. Von dieser Art unterscheidet sich *Myxobolus neurobius* durch die anscheinend etwas geringere Breite der Spore; doch dürfte bei dem kleinen Unterschied hierauf kein allzugroßer Wert gelegt werden. Der Abbildung THÉLOHAN's nach (95, Taf. IX Fig. 81) scheinen die Sporen von *Myxobolus oviformis* etwas schmaler zu sein, was indessen mit seinen Maßangaben nicht völlig stimmt; auch hierauf läßt sich daher keine sichere Unterscheidung begründen. Indessen würde der Sitz innerhalb der Nerven, selbst bei annähernder Übereinstimmung der Sporen, darauf hinweisen, daß die in ihrem Vorkommen so charakteristisch beschränkte Myxosporidienart der Äschen und Forellen mit keiner der bisher beschriebenen *Myxobolus*-arten identisch sein kann. Weder PFEIFFER noch uns ist es gelungen, die vorliegende *Myxobolus*-art in anderen Organen anzutreffen. Wir speziell haben weder in der Haut, noch an den Kiemen, den Muskeln, der Niere, dem Darm, dem Mesenterium, noch sonst irgendwo eine Spur dieser Myxosporidien gefunden. Wir sind daher der Meinung, daß die Art in ihrem Vorkommen ausschließlich auf das Nervensystem beschränkt ist und nehmen keinen Anstand, darin ein zur Speciesunterscheidung genügendes Merkmal zu erblicken. Die Speciesunterschiede im Bau der Sporen der *Myxobolus*-arten sind im allgemeinen an sich recht gering, und es ist wohl nicht unwahrscheinlich, daß infolge dieses Umstandes und geringer Berücksichtigung biologischer Unterschiede bei der Artentrennung manche der bisher bestehenden Arten noch in mehrere aufzulösen sein werden. Wie weit andere morphologische Merkmale zur Speciesunterscheidung bei den *Myxobolus*-arten geeignet sind, ist zurzeit schwer zu beurteilen. Vor allem gilt dies für die Form der Cysten, die vielfach in den Beschreibungen kaum berücksichtigt wird, vielleicht aber doch mehr Beachtung verdienen dürfte. Man wird ja allerdings geneigt sein, die in der Regel, aber nicht ausnahmslos langgestreckte Form z. B. der in den Nerven schmarotzenden Myxosporidiencysten auf die Form des als Wohnsitz dienenden Wirtsgewebes zurückzuführen. Doch fehlen auch hier zu einer sicheren Beurteilung die genügenden Anhaltspunkte, da sowohl PFEIFFER (93, S. 76, Textfig. 38) wie wir (Fig. 1 u. 2) nicht nur langgestreckte, sondern auch kuglige Cysten in den Nerven gefunden haben, was zeigt, daß die Zurückführung der Gestalt der Cyste allein auf die durch den Wohnsitz gegebenen Bedingungen nicht ohne weiteres statthaft ist.

Wie dem aber auch sei, so dürfte die Beschränkung auf das

Nervensystem als Wohnsitz wohl doch als spezifisches Merkmal genügen.

Da nun die Art von *Myxobolus mülleri* offenbar verschieden ist, so muß sie neu benannt werden und wir haben sie deshalb, wie schon eingangs bemerkt wurde, *Myxobolus neurobius* benannt.

Nicht leicht zu beurteilen ist die Frage nach der pathologischen Bedeutung des *Myxobolus neurobius*. PFEIFFER hält sie für zweifellos und er bezeichnet die durch sie an den Äschen hervorgerufene Erkrankung als „Polyneuritis parasitica“. Schon THÉLOHAN hat sich gegen die Auffassung PFEIFFER's ausgesprochen (95, S. 155).

PFEIFFER selbst sagt: „Über die Krankheitserscheinungen bei den Äschen weiß man recht wenig“ (S. 78), und es ist in der Tat auch nur wenig, was er als Stütze seiner Ansicht beibringt. Er erwähnt auch mehrfach, daß er neben den Myxosporidien Bakterien gefunden habe. Wir selbst haben letztere nicht gesehen. Ihr Vorkommen würde überdies die Frage nach der primären pathologischen Bedeutung der Myxosporidien nur zu komplizieren geeignet sein. PFEIFFER führt keine Tatsachen an, welche für irgendwelche Entzündungsvorgänge sprächen, was schon THÉLOHAN hervorgehoben hat. Auch wir haben weder Ansammlungen von Leukocyten, noch Wucherungen der Wirtsgewebe bemerkt, sondern stets nur eine mechanische Auseinanderdrängung der Nervenfasern. Wie weit eine solche für pathologische Erscheinungen in Betracht kommen kann, entzieht sich jedoch unserer Beurteilung.

PFEIFFER bringt die Myxosporidieninfektion der Äschen besonders mit Augenerkrankungen in ursächlichen Zusammenhang. Indessen scheint das Tatsachenmaterial, das er vorzubringen vermag, nicht ausreichend. Er erwähnt, daß „nicht so selten Fische mit Trübung der Cornea oder Atrophie des Bulbus auf einem Auge“ vorgekommen seien. Wie insbesondere die Trübung der Cornea durch die Infektion der Nerven bedingt sein soll, ist schwer verständlich. Andererseits bemerkt er, daß an Fischen, bei denen „alle Augenmuskelnerven und auch der Nervus opticus intracerebral befallen“ waren, „an den Augen der Fische äußerlich nichts Auffallendes“ wahrzunehmen war. Er kommt trotzdem zu dem Schlusse, daß hierdurch Krankheitserscheinungen hervorgerufen sein müßten.

Wir sind nun allerdings gleichfalls der Meinung, daß namentlich eine starke Infektion der Nerven durch Myxosporidien wohl schon durch den rein mechanischen Effekt pathologische Wirkungen zu erzeugen imstande sein wird; da aber Entzündungsvorgänge nicht

zu beobachten sind, so geht es wohl vorläufig nicht an, von einer „Polyneuritis“ zu sprechen, wie auch THÉLOHAN schon richtig bemerkt hat.

PFEIFFER ist geneigt, ein massenhaftes Absterben der Äschen in der Ilm, das ihm Veranlassung zur Untersuchung gegeben hat, auf die Infektion mit den Myxosporidien zurückzuführen. Wie weit dieser Schluß berechtigt ist, dürfte schwer zu entscheiden sein, da hierzu eine eingehende Kenntnis aller Verhältnisse unbedingt notwendig wäre.

Wie oben erwähnt wurde, war auch bei den Forellen, die wir untersuchten, ein plötzliches und massenhaftes Sterben eingetreten. Es war jedoch nicht auszuschließen und sogar bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, daß die tatsächlich erwiesene, vorübergehende starke chemische Verunreinigung des Wassers das Sterben veranlaßte. Jedenfalls ist, angesichts dieser Verunreinigung, in unserem Falle nicht möglich, ein Urteil über die pathogene Wirkung der Myxosporidien zu fällen. Es bedarf daher weiterer Untersuchungen, um die pathologische Bedeutung der Nervenmyxosporidien, die auch wir, wie oben erwähnt, für wahrscheinlich halten, endgültig festzustellen.

## II. *Henneguya nüsslini* SCHBG. u. SCHRÖD.

Bei der Durchschnung der sonstigen Organe der Forelle auf *Myxobolus neurobins* wurde die folgende neue Form der Gattung *Henneguya* entdeckt. Es gelang nur zwei Cysten zu finden, die schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen waren. Sie befanden sich im Unterhautbindegewebe an der Basis der Rückenflosse einer Forelle.

Die Cysten hatten eine linsenförmige Gestalt und einen Durchmesser von  $1\frac{1}{2}$ —2 mm. Schnitte ergaben, daß sie von mehreren konzentrischen Hüllen fibrillären Bindegewebes umgeben waren (Fig. 10). Die Hauptmasse der reifen Sporen lag innerhalb der innersten Hülle, doch fanden sich vereinzelt Sporen auch außerhalb derselben, und durch ihr Herausdringen ist vielleicht die Bildung der sekundären Hüllen erst verursacht worden. Die Cysten enthielten nur reife Sporen, keine anderen Entwicklungsstadien.

Die Sporen haben eine breit eiförmige Gestalt (Fig. 11 u. 13), sind jedoch stark abgeplattet (Fig. 12 u. 14). Ihre Länge ohne Schwanz beträgt 12  $\mu$ , ihre Breite 8–9  $\mu$ . Das Vorderende ist nicht verjüngt, sondern abgerundet. Das Hinterende geht allmählich in den Schwanzanhang über. Die Schale ist ziemlich dick und der

Schalenrand breit. In einigen Fällen schien es, als ob Randfalten vorhanden wären (Fig. 13 u. 14), doch ließen sie sich nicht immer mit Sicherheit nachweisen. Der Schwanz ist doppelt so lang als die eigentliche Spore, die mit Schwanz ungefähr  $32\mu$  mißt. Etwa von seiner Mitte an ist er meist gespalten und läßt deutlich seine Zusammensetzung aus zwei Fäden erkennen. Ein vollständiges Auseinanderklaffen der beiden Schwanzhälften von der Basis an, wie es ZSCHOKKE für *Henneguya zschokkei* GURLEY abbildet (98, S. 643, Fig. 3) fand sich nie. Bei Betrachtung von der Fläche erscheint die mittlere Partie des Schwanzanhangs dunkler, weiter hinten jedoch nimmt diese dunklere Zone die ganze Breite des Schwanzanhangs ein (Fig. 11 u. 13). Bei Kantenansicht bemerkt man an der Basis des Schwanzes eine dreieckige, ebenfalls dunklere Partie (Fig. 12); die Spitze dieses Dreieckes setzt sich in die Naht der beiden Schalenklappen fort, welche vom Körper der Spore auf den Schwanz übergeht (Fig. 14n). Wie bereits bekannt, gehört von den beiden Hälften des Schwanzfortsatzes je eine zu einer Schalenklappe. Wir halten es für wahrscheinlich, daß die dunkleren Partien durch einen feinen Hohlraum, vielleicht auch durch irgend eine besondere Substanz zwischen diesen beiden Hälften des Schwanzfortsatzes bedingt werden.

Das Sporoplasma erfüllt die hintere Hälfte der Spore; nach vorn erstreckt es sich mit einem zugespitzten Fortsatze zwischen die Polkapseln bis zur Hälfte von deren Länge (Fig. 11 u. 13). Bei Betrachtung von der Kante sieht man Ausläufer des Sporoplasmas auch zwischen die Polkapseln und die Schalenhälften sich einschieben (Fig. 12 u. 14). Das Protoplasma hat ein gleichmäßiges, fein gekörntes Aussehen, nur um die Vakuole findet sich eine Anhäufung dunkel gefärbter Granula. Die Vakuole selbst (v) ist im Durchschnitt stets kreisrund, also kuglig und hat eine beträchtliche Größe. Dicht an ihr und sie sehr oft in Gestalt einer Kalotte umfassend, liegt der Kern (k). Auch bei *Henneguya nüsslini* wurde, wie bei *Myxobolus neurobins*, stets nur ein Kern gefunden.<sup>1)</sup> Eigentümlich ist in ihm die Anordnung des Chromatins, das sich zu einzelnen Körnchen anhäuft, welche die Knotenpunkte eines aus dunklen Fäden bestehenden Kerngerüsts bilden (Fig. 11 bis 14k; Fig. 15a—e). In vielen Fällen erschien der Kern in der Mitte eingeschnürt (Fig. 15c) und bot das Bild zweier aneinander

<sup>1)</sup> Es ist dies wohl ein eigentümlicher Zufall; bei etwa einem halben Dutzend anderer Arten, die zum Vergleich untersucht wurden, fanden sich stets zwei Kerne.

liegender Kerne. In Wirklichkeit war indessen immer ein Zusammenhang zwischen den beiden Hälften noch vorhanden.

Die Polkapseln haben eine Länge von  $5\ \mu$  bei einer Breite von  $3\ \mu$ . Sie verjüngen sich ziemlich schnell zum Halsteil. Ihre Mündungen sind getrennt. Auch in ihrem ganzen Verlauf berühren sie einander nicht. Die Polfäden sind in 6—7 Windungen aufgerollt. Ausgeschnellt haben sie die vier- bis fünffache Länge der Spore ohne den Schwanzanhang.

Die Polkapselkerne lagen meist am Hinterende der Polkapseln, seltener seitlich. Sie sind oval, oft etwas um die Polkapseln herumgebogen. Das Chromatin liegt meist an ihren beiden Enden.

Mit den meisten bisher beschriebenen Arten der Gattung *Henneguya* hat unsere Form keine Ähnlichkeit, da deren Sporen meist am Vorderende stark verjüngt sind und der Schwanzanhang in der Regel bedeutend kürzer ist. Am meisten gleicht sie noch der *Henneguya zschokkei* GURLEY, die in verschiedenen Coregonen gefunden wurde. Aber diese Art zeichnet sich durch einen Schwanzanhang aus, der die eigentliche Spore um das vier- bis fünffache übertrifft, während bei unserer Form der Schwanzanhang ungefähr doppelt so lang wie die Spore ist.<sup>1)</sup> Ferner sind die Polkapselfäden sechs- bis zehnmal so lang als die Spore, also bedeutend länger als bei *Henneguya nüsslini*. Auch berühren sich die Polkapseln bei *Henneguya zschokkei* in der Mittellinie, was bei *Henneguya nüsslini* nicht der Fall ist. Die Breite der Sporen von *Henneguya zschokkei* ist mit  $6\text{--}7\ \mu$  auch geringer (gegen  $8\text{--}9\ \mu$ ), während die Länge der Spore ohne den Schwanzanhang die gleiche ist.

Außer *Henneguya zschokkei* kommt noch *Henneguya schizura* GURLEY in Betracht, die im Bindegewebe der Augenmuskeln und in der Sclera von *Esox lucius* gefunden wurde. Hier ist der Schwanzanhang drei- bis viermal so lang als die eigentliche Spore. Die Länge der Spore beträgt  $12\ \mu$ , die Breite indessen nur  $6\ \mu$  (gegen  $8\text{--}9\ \mu$ ). Auch von dieser Form ist also *Henneguya nüsslini* genügend unterschieden.

Im übrigen muß betont werden, daß die Arten der Gattung *Henneguya* einer gründlichen Revision dringend bedürftig sind.

---

<sup>1)</sup> Bei HOFER (04, S. 56) sind die Schwanzanbänge der Sporen von *Henneguya zschokkei* wohl infolge eines Versehens als „dreimal so lang als die Sporen selbst“ bezeichnet. Vgl. hierzu die Angaben von ZSCHOKKE (98, S. 650).

Die vorliegenden Beschreibungen sind zum Teil noch sehr unvollkommen und zu einer genauen Artunterscheidung wohl auch oft unzureichend.

### Literaturverzeichnis.

- 1898 DOFLEIN, FR.: Studien zur Natrgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. in: Zool. Jahrb. Anat. Bd. XI.  
 1904 HOFER, BR.: Handbuch der Fischkrankheiten.  
 1899 LABBÉ, A.: Tierreich. 5. Lief. Sporozoa.  
 1893 PFRIFFER, L.: Untersuchungen über den Krebs. Die Zellerkrankungen und die Geschwulstbildungen durch Sporozoen.  
 1895 THÉLOHAN, P.: Recherches sur les Myxosporidies. in: Bnll. Scientif. France Belg. T. 26.  
 1898 ZSCHOKKE, FR.: Die Myxosporidien des Genus Coregonus. in: Centralbl. f. Bakt. n. Par. Bd. 23.

### Tafelerklärung.

#### Tafel III.

Die Figuren wurden mit Benutzung eines ZEISS'schen Mikroskops gezeichnet. Teilweise sind sie vermittle des ANST.'schen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe entworfen.

Für alle Figuren gältige Bezeichnungen.

ac = Achsencylinder.	p = Polkapseln.
k = Kern des Amöboidkeims.	pk = Polkapselkern.
ms = Markscheide.	ss = Schwann'sche Scheide.
n = Randnaht der Spore.	v = Vakuole.

Fig. 1—9. *Myxobolus neurobins*.

Fig. 1. Stück des Nervus vagus mit Cysten. Comp. Oc. 4, Obj. B. Zeichenapparat. Vergr. 80.

Fig. 2. Einzelne Nervenfasern mit Cyste. Comp. Oc. 4, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 520.

Fig. 3. Querschnitt durch das Rückenmark einer Forelle. Die Sporen liegen teils einzeln, teils zu mehreren zusammen. Comp. Oc. 2, Obj. A. Zeichenapparat. Vergr. 26.

Fig. 4a—e. Querschnitte durch einzelne Nervenfasern, die genauere Lage der Sporen zeigend. Comp. Oc. 4, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 520.

Fig. 5. Einzelne Spore von der Fläche gesehen. (Nach Schnitten gezeichnet.) Comp. Oc. 12, Apochr. Imm. 2 mm, ohne Zeichenapparat.

Fig. 6. Spore von der Kante gesehen (desgl.).

Fig. 7. Spore von der Fläche betrachtet. Comp. Oc. 8, Apochr. Imm. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 8. Spore von der Kante betrachtet. Comp. Oc. 8, Apochr. Imm. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 9a—b. Polkapselkerne. Comp. Oc. 12, Apochr. Imm. 2 mm, ohne Zeichenapparat.

Fig. 10—15. *Henneguya nüsslini*.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Cyste. Comp. Oc. 2, Obj. B. Zeichenapparat. Vergr. 40.

Fig. 11. Spore von der Fläche betrachtet (nach Schnitten). Comp. Oc. 12, Apochr. Imm. 2 mm, ohne Zeichenapparat.

Fig. 12. Spore von der Kante betrachtet (desgl.).

Fig. 13. Spore wie Fig. 11 mit eingezeichneten Polkapselfaden und Randfalten (desgl.).

Fig. 14. Spore wie Fig. 12 mit eingezeichneter leistenartiger Randnahtausbreitung (desgl.).

Fig. 15a—c. Verschiedene Formen des Sporenkerns.

---



*Nochdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

## Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien.

Von

Prof. Dr. A. Schuberg (Heidelberg).

(Hierzu Tafel IV u. V.)

### Inhalt.

Einleitung . . . . .	62
Technisches . . . . .	63
I. Cilien . . . . .	66
A. Eigene Beobachtungen . . . . .	68
1. Stentor coerules . . . . .	68
2. Paramecium caudatum . . . . .	70
3. Frontonia leucas . . . . .	72
4. Cyclidium glaucoma . . . . .	72
B. Zur Morphologie der Flimmerorgane . . . . .	73
C. Zur Physiologie der Flimmerorgane . . . . .	85
II. Basale Strukturen der Cilien . . . . .	93
1. Paramecium caudatum . . . . .	93
2. Frontonia leucas . . . . .	97
3. Allgemeines . . . . .	99
III. Trichocysten . . . . .	101
1. Paramecium caudatum . . . . .	102
2. Frontonia leucas . . . . .	104
3. Allgemeines . . . . .	106
Literaturverzeichnis . . . . .	106
Figurenerklärung . . . . .	109

### Einleitung.

Wiederholt ist gerade in jüngster Zeit darauf hingewiesen worden, daß sowohl die Funktion als die Morphologie der Flimmer-elemente noch recht zahlreiche ungelöste Fragen darbieten; ja es ist behauptet worden — und nicht mit Unrecht — „daß kaum eine zweite Frage im weiten Gebiete der Bewegungserscheinungen der lebenden Substanz so wenig nnsrem Verständnisse näher getreten sei, als speziell dieses Problem“ (GURWITSCH 04, S. 73). Gerade über die einfachsten Flimmergebilde selbst, die Cilien (Wimpern) und Flagellen (Geißeln), sind unsere Kenntnisse in morphologischer Hinsicht recht mangelhaft. Es hat dies natürlich seinen guten Grund in der großen Feinheit dieser Elemente und in der Schwierigkeit ihrer Beobachtung überhaupt. Aber auch ihre Verbindung mit und ihre Fortsetzung in den Zellkörper ist, trotz zahlreicher hierüber vorliegender Beobachtungen, noch nicht in durchaus befriedigender Weise klargestellt. So kann es allerdings nicht er-staunen, wenn auch die physiologischen Grundprobleme der Flimmerbewegung, die Fragen nach dem Wesen und dem Sitz der bewegendenden Kraft, wie nach den Bedingungen der Koordination der Bewegung innerhalb einer und derselben Zelle, als durchaus ungelöst bezeichnet werden müssen. Von diesem Gesichtspunkte aus dürften die nachfolgenden Beobachtungen vielleicht auf einiges Interesse rechnen dürfen, um so mehr, als sie genauere Anhaltspunkte für die schon mehrfach vermutete grundsätzliche Übereinstimmung der Cilien, der Flagellen und der Schwänze der flagellatenförmigen Spermatozoen darbieten.

Bei der Ausführung dieser Studien, die durchaus an ciliaten Infusorien angestellt wurden, ergaben sich auch einige Beobachtungen über Trichocysten, die ich als letzten Teil dieser Arbeit beifüge.

Die ältesten meiner Untersuchungen, die ich hier mitteile, wurden schon im Jahre 1889 in Würzburg angestellt; damals gelang es mir, mit Hilfe der GOLGI'schen Methode die unten dargestellten Verhältnisse der Cilien von *Stentor coeruleus* zu erkennen. Im Winter 1896/97 machte Herr Geh. Rat BÜTSCHLI, ohne von meinem, nicht publizierten Fndde Kenntnis zu haben, eine ähnliche Beobachtung an einem *Cyclidium glaucoma*, das in einem mit der LÖFFLER'schen Geißelmethode hergestellten Präparate aufgefunden wurde. Die Mitteilung dieses Fnddes gab mir Veranlassung, meine eigenen Untersuchungen wieder aufzunehmen. Zunächst brachte ich die

GOLGI'sche Methode nochmals an *Stentor* sowie an einigen anderen Infusorien zur Anwendung; dann stellte ich auch selbst Versuche mit der LÖFFLER'schen Färbung an und schließlich zog ich noch weitere Methoden heran, die namentlich bei *Paramacium* und *Frontonia* bemerkenswerte Beobachtungen ergaben. Bei der Herstellung der GOLGI-Präparate unterstützte mich eine Zeitlang Frl. Dr. CL. HAMBURGEN, wofür ich ihr auch an dieser Stelle danken möchte. Vor allem aber ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Hofrat BÜTSCHLI meinen innigsten Dank zu sagen für die Überlassung einiger Mikrophotographien, welche auf Taf. V wiedergegeben sind.

### Technisches.

Die Anwendung der GOLGI'schen Methode zur Färbung der Cilien ist nicht für alle Objekte in gleichem Maße geeignet. Am besten und sichersten gelang sie mir stets bei *Stentor coeruleus*. Ich verfuhr dabei folgendermassen: Eine Anzahl Stentoren wurden in möglichst wenig Kulturwasser, in dem sie sich gerade noch bewegen konnten, in ein größeres Uhrsälchen übertragen und mit einem ziemlichen Quantum einer Mischung von 5 Teilen 2proz. Kaliumbichromatlösung mit 1 Teil 1proz. Osmiumsäure übergossen. Durch wiederholtes Aufsaugen und Ausspritzen der Flüssigkeit durch eine Pipette (mit Gummihütchen) wird eine sofortige Mischung mit der Kulturflüssigkeit erzielt; in der Lösung können die Objekte mehrere Minuten bis Stunden verbleiben. Hierauf werden die Stentoren mit möglichst wenig Flüssigkeit in die Pipette aufgesaugt, dann in ein Uhrsälchen mit ganz verdünnter Silbernitratlösung angespritzt, sofort wieder aufgesaugt und schließlich in ein nicht zu kleines Quantum 1proz. Silbernitratlösung übertragen. In letzterem muß man, durch wiederholtes Aufsaugen und Ausspritzen der Lösung mittels der Pipette, eine möglichst rasche Verteilung der mitgenommenen Kaliumbichromatlösung bewirken, um dadurch die Entstehung gröberer Niederschläge, die natürlich nicht ganz zu vermeiden sind, möglichst zu verhindern. Die Stentoren werden dann nach einiger Zeit in viel destilliertem Wasser ausgewaschen, durch steigenden Alkohol in Nelkenöl übertragen und in Kanadabalsam aufgestellt. Dabei ist die Benutzung eines Deckgläschens — im Gegensatz zu der gewöhnlichen Aufbewahrung der GOLGI-Präparate —

nicht ausgeschlossen.<sup>1)</sup> Durch Klopfen auf das Deckgläschen werden schließlich die Tiere in einzelne Stücke zersprengt, wobei man meistens größere zusammenhängende Stücke der Körperoberfläche leicht erhalten kann. Dieses Zersprengen ist deshalb notwendig, weil die ganzen Tiere undurchsichtig schwarz oder dunkelrotbraun erscheinen.

Der Anblick, den solche Präparate gewähren, ist außerordentlich überraschend. Sämtliche Cilien heben sich bei schwächerer Vergrößerung von der ungefärbt gebliebenen Körperoberfläche als intensiv schwarz gefärbte horstenartige Haare ab, so daß jede einzelne Wimper in ihrem ganzen Verlaufe verfolgt werden kann (Fig. 1). Von den Ergebnissen, welche die genauere Untersuchung, namentlich mit stärkeren Vergrößerungen ergibt, wird unten die Rede sein.

In manchen Präparaten sind den Cilien feine dunkle Körnchen aufgelagert; im allgemeinen aber ist das bei guten Präparaten nicht der Fall und es zeigt sich auch bei starker Vergrößerung und intensiver Belichtung, daß die Deutlichkeit der Cilien nicht etwa auf der Bildung eines solchen, ihnen aufliegenden körnigen Niederschlages aus der Silbernitratlösung beruht, sondern durch eine wirkliche Färbung der Cilie selbst zustande kommt. Ob es sich dabei allerdings um eine außerordentlich feine Fällung in der Cilie handelt, kann nicht entschieden werden.

Bei einigen anderen Infusorien, mit denen ich Versuche anstellte, gelang die Färbung der Cilien mit der GOLGI'schen Methode nicht so gut, wie bei *Stentor coeruleus*. Bei einigen, wie *Frontonia leucas* und *Paramaecium caudatum*, konnten immerhin brauchbare Ergebnisse erzielt werden; doch mußten die Tiere aus der Bichromatlösung direkt in 1 proz. Silbernitratlösung übertragen werden, wobei diese natürlich nicht nur in etwas größeren Quantitäten angewandt, sondern auch sofort sehr gründlich mit den kleinen Mengen der in sie eingeführten Bichromatlösung gemischt werden mußte, weil der entstehende Niederschlag sonst allzu störend wirkt. Im allgemeinen waren übrigens die Ergebnisse bei *Frontonia* und *Paramaecium* nie so regelmäßig und gut wie bei *Stentor*.

Daß es mit der GOLGI'schen Methode gelingt, Wimperelemente zu färben, ist, wie ich nachträglich ersah, nicht ganz unbekannt. So berichtet wenigstens KALLIUS in EHRLICH'S Encyklopädie der

---

<sup>1)</sup> Ich besitze ein vor 15 Jahren angefertigtes Präparat, das sein ursprüngliches Aussehen vollständig bewahrt hat.

Mikroskopischen Technik (03, S. 475), daß „unter Umständen auch einzelne Flimmerhaare imprägniert werden können“. Indessen hat man bisher diese Methode zum Studium von Wimperelementen noch nicht benutzt, was wohl auch nicht in allen Fällen möglich sein dürfte. Dagegen sind andere Silbermethoden zum Nachweis von Bakteriengeißeln von VAN ERMENGEM (93) und ZETZNOW (89) angegeben worden. Über diese stehen mir eigene Erfahrungen bis jetzt nicht zu Gebote.

Außer der GOLGI'schen Methode verwandte ich zur Färbung der Cilien in Totalpräparaten die LÖFFLER'sche Geißelfärbung, und zwar in der 1890 mitgeteilten Modifikation (Geißelbeize: Tannin-Eisenalaun-Wollschwarz, angesäuert. — Färbung: Anilinwasser-Fuchsin; vgl. LÖFFLER 90, S. 625 und LEE-MAYER 01, S. 456). Bei Anwendung dieser Methode erscheint jedoch — entgegen der in der Bakteriologie meist üblichen Praxis — vorherige Fixierung der Objekte durch Osmiumsäuredämpfe geboten. Auch ist es in der Regel notwendig, die Färbung auf nassem Wege anzuführen, indem man die verschiedenen Flüssigkeiten in der bekannten Weise mit Filtrierpapier unter dem Deckgläschen hindurchsaugt. Ich habe hierbei, mit Rücksicht auf die das Deckgläschen stützenden Wachsfüßchen, eine Erhitzung der Beize und der Farblösung ohne Nachteil unterlassen, ließ aber natürlich zum Ersatze dafür beide Flüssigkeiten (in der feuchten Kammer) längere Zeit, d. h. eine halbe oder ganze Stunde und mehr, einwirken. Zum Verdrängen des Alkohols wurde Xylol benutzt, da Nelkenöl die Färbung beeinträchtigt.

Die Verwendung der LÖFFLER'schen Methode mit Auftrocknung der Objekte ist bei größeren Infusorien aus dem Grunde meist unzweckmäßig, weil diese stark zusammenschrumpfen und oft die Cilien fast völlig verlieren. Doch habe ich auch bei dieser Art der Anwendung in einzelnen Fällen brauchbare Ergebnisse erzielt.

Eigentümliche und interessante Resultate ergab bei *Paramacium* und *Frontonia* die folgende Methode. Die Tiere wurden in größeren Mengen (im Uhrsälchen) mit der gleichen Kaliumbichromat-Osmiumsäure-Mischung übergossen, die ich zur Anfertigung der GOLGI-Präparate verwandte. Sobald sich die getöteten Tiere am Boden des Uhrsälchens einigermaßen abgesetzt hatten, wurden sie mit der Pipette in ein kleines Glasröhrchen übertragen und in diesem unter Zuhilfenahme der CORI'schen Laboratoriumscentrifuge weiterbehandelt. Nach sorgfältigem Auswaschen in Wasser wurden sie mit Dahlia gefärbt, zur Fixierung der Färbung durch Tannin

und Brechweinstein hindurchgeführt (vgl. SCHUBERG 03, S. 192<sup>1)</sup>) und schließlich durch steigenden Alkohol in Xylol übertragen. Betrachtet man die ganzen Tiere nun in Kanadabalsam, so erscheinen sie ganz dunkel violett gefärbt und die Cilien sind deutlich zu erkennen. Da jedoch bei genauer Untersuchung die unten zu beschreibenden Differenzierungen der Cilien (das „Endstück“) nicht hervortreten, so habe ich diese Methode, die ich ursprünglich zum Studium der Cilien selbst anzuwenden versuchte, hierzu weiter nicht mehr benutzt. Dagegen leistete sie wertvolle Dienste beim Studium der Oberflächenstrukturen der Pellicula und der basalen Verhältnisse der Cilien. Zu diesem Zwecke werden die Tiere am einfachsten durch Klopfen auf das Deckgläschen des frisch angefertigten Balsampräparates, oder durch Zerreiben der Tiere zwischen Objektträger und Deckgläschen, in einzelne Stücke zersprengt. Ähnlich wie oben für die GOLGI-Präparate von *Stentor* angegeben wurde, erhält man auch hier meist sehr gute und klare Stücke der Oberfläche der Tiere, welche deren Struktur deutlich erkennen lassen. Anscheinend dringt das Tannin, das zum Fixieren der Färbung benutzt wird, sehr wenig in die Tiefe, so daß die inneren Teile der Tiere fast ganz ungetärbt bleiben. Ich habe auch solche, mit Dahlia-Tannin-Brechweinstein behandelten Tiere in Paraffin eingebettet und geschnitten. Ein Teil der Schnitte wurde dann auf dem Objektträger noch nachgefärbt. Gewisse Gründe ließen vor allem eine Nachfärbung mit M. HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin wünschenswert erscheinen, die sich auch mit Nutzen noch ausführen ließ. Dabei wurde allerdings die Dahliafärbung etwas blasser, immerhin aber blieb sie deutlich genug, um zusammen mit der durch das Eisenhämatoxylin erzielten Färbung recht lehrreiche Bilder zu geben.

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß ich auch Paraffinschnitte von Paramaecien, die mit Sublimatessigsäure konserviert waren, mit Eisenhämatoxylin sowie mit verschiedenen anderen Methoden färbte.

## I. Cilien.

Auch die neueren Untersuchungen hatten an den Cilien der Infusorien ebensowenig irgendwelche Differenzierungen ergeben, als

<sup>1)</sup> Statt der früher von mir angewandten 1proz. benutze ich jetzt in der Regel eine 3proz. Brechweinsteinlösung.

solche von den meisten echten Cilien<sup>1)</sup> der Gewebezellen bekannt sind. So berichtet H. N. MAIER (02, S. 119), daß sie „im Leben wie in gefärbten Präparaten vollständig homogen erscheinen“. Am Ende schienen sie ihm bei den Formen, die er untersuchte, stets fein auszulaufen. BÜTSCHLI (Protoz., S. 1324) hatte, „ohne speziell auf diese bei der Feinheit der Objekte ziemlich schwierige Frage geachtet zu haben, für wahrscheinlich gehalten, daß haarartig verschmälerte Cilien nicht selten vorkommen“. Ebenso sicher schien ihm dagegen „die in ganzer Länge gleich dicke Cilie vertreten zu sein“, was MAUPAS (83, S. 535) für die Regel gehalten hatte.

Besondere Ausgaben liegen für die Cilien von *Opalina* vor. Nach NUSSEBAUM (86, S. 488) bestehen sie „aus einem biegsamen Faden und dem zugehörigen Protoplasma“, eine Ansicht, die durch keine Abbildungen gestützt und von BÜTSCHLI (l. c.) auch mit Recht als nicht bewiesen bezeichnet wurde. Dagegen berichtet TÖNNIGES (98, S. 130), daß die „Geißeln“ (sic!) von *Opalina* „nur gegen das Ende zu ein wenig zugespitzt“ seien und daß „das Geißel- resp. Wimperplasma nicht, wie man es nach der Ansicht vieler Autoren anzunehmen scheine, eine homogene Struktur besitze, sondern aus abwechselnd helleren und dunkleren Abschnitten bestehe, welche eine regelmäßige Aufeinanderfolge erkennen lassen“. Aber auch diese Auffassung hat schon Widerspruch gefunden. Denn MAIER konnte „von einer solchen Struktur der Wimpern ebensowenig etwas sehen, als alle früheren Untersucher (BÜTSCHLI Protoz., S. 1326), und möchte daher an der Homogenität der Cilien festhalten“ (l. c. S. 119).

Schließlich ist noch eine, allerdings etwas versteckte Angabe zu erwähnen, die dementsprechend in der Literatur über die Cilien auch noch wenig Beachtung gefunden hat, obwohl sie zweifellos die wichtigste der bisherigen Beobachtungen ist. In der wichtigen Mitteilung über „Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, im besonderen ihrer Wimperhaare und Geißeln“ berichtet LÖFFLER auch über einige Erfahrungen, die er mit seiner seitdem so bekannt gewordenen Geißelfärbung an Infusorien sammelte. Ich gebe seine bemerkenswerten Ausführungen im Wortlaute wieder (89, S. 215): „Auch die Infusorien nehmen die Farbe ausgezeichnet an. Sämtliche Wimpern und Geißeln derselben erscheinen intensiv

<sup>1)</sup> Da PÖTTER (04, S. 11) unter „Cilien“ auch die Geißeln, undulierenden Membranen, Membranellen und sogar die Tentakel der Suctorien versteht, möchte ich nicht unterlassen zu betonen, daß ich, dem üblichen zoologischen Sprachgebrauche nach, unter „Cilien“ nur die einfachen, nicht weiter spaltbaren Wimpergebilde der Infusorien und echten Flimmerzellen verstehe.

gefärbt. Photogramm 7 stellt ein Individuum aus der Gattung der Holotricha dar. Das Photogramm gibt eine gute Vorstellung von der Intensität der Färbung der Wimpern. An den gefärbten Wimpern und Bewegungsorganen treten bei vielen Organismen Feinheiten hervor, welche man bisher noch nicht hat wahrnehmen können. So sah ich z. B. bei einer mit langen Wimpern ausgestatteten Infusorienart, welche besonders durch eine alle übrigen Wimpern an Länge etwa um das Doppelte überragende, vom hinteren Körperende ausgehende Rudergeißel ausgezeichnet ist, eine ganz eigentümliche Struktur dieser Gebilde. Die Wimpern haben nach ihrem freien Ende zu einen deutlichen Absatz, bis zu diesem ist die Wimper nahezu gleichmäßig dick, dann wird sie plötzlich außerordentlich fein, um in einem kleinen Knöpfchen zu enden. Rechts von dem Infusor auf Fig. 7 zwischen einem kleinen Spirillum und einem kleinen Vibrio liegt eine abgerissene Geißel, welche das geschilderte Verhalten deutlich erkennen läßt. Ich besitze Präparate, in welchen zahlreiche Exemplare des Infusors, von welchem jene Wimper her stammt, enthalten sind und sämtliche Geißeln das geschilderte Verhalten in exquisiter Weise zeigen. Die eigentümliche Struktur der Wimpern scheint mir die Erklärung zu gestatten, daß die dickeren bisher allein gesehenen Wimperhaare eine Scheide darstellen, aus welcher feine protoplasmatische Fortsätze hervorragen, welche die knopfförmigen Endanschwellungen zeigen und danach wohl als Tastorgane anzusehen sind.“

In dieser Schilderung LÖFFLER'S, die sich nach der Beschreibung und Abbildung mit ziemlicher Sicherheit auf *Cyclidium glaucoma* beziehen dürfte, sind schon mehrere derjenigen Tatsachen angeführt, die ich teils mit der gleichen, teils mit anderen Methoden an einigen anderen Infusorien auffand.

## A. Eigene Beobachtungen.

### 1. *Stentor coerules.*

Wie ich oben schon erwähnte, machte ich die ersten hierhergehörigen Beobachtungen an GOLGI-Präparaten von *Stentor coerules*. An ihnen erkennt man schon mit schwächeren Vergrößerungen die einzelnen Cilien als scharf gezeichnete dunkelrotbraune bis schwarze Haare, deren regelmäßige Aufreihung auf den farblosen Streifen („Zwischenstreifen“ BUTSCHLI) sich leicht und deutlich verfolgen läßt. Durch die oben angeführte Art der Präparation (Zerklopfen unter dem Deckgläschen) werden nun nicht nur Stücke der Körper-



oberfläche losgesprengt (Fig. 1 u. 3), sondern es werden nicht selten einzelne Cilien isoliert (Fig. 2), die oft in ziemlicher Menge im Präparate verstreut liegen. Besonders an diesen losgelösten Cilien, indessen auch an solchen, die noch an der Körperwand festsitzen, lassen sich nun zweierlei Beobachtungen anstellen (Fig. 2 u. 3).

Die eine entspricht ziemlich genau den Angaben LÖFFLER's für *Cyclidium*. Auch bei *Stentor coeruleus* besitzt jede Cilie einen distalen Abschnitt, der bedeutend schwächer gefärbt und außerdem ein wenig feiner erscheint, als der basale längere Teil der Cilie. Die Länge des stark gefärbten Abschnittes, der sich deutlich und recht scharf absetzt, ist ungefähr die doppelte wie diejenige des helleren distalen Teiles, den ich als „Endstück“ bezeichnen will. Der basale Teil bleibt in seinem ganzen Verlaufe gleichmäßig dick, das Endstück dagegen scheint sich ganz am Ende etwas zuzuspitzen.

Diese Verhältnisse sind nur bei starken Vergrößerungen festzustellen (ZEISS, Apochr. Immers. 2 mm Comp. Oc. 18). Vergleicht man hiermit die bei schwächerer Vergrößerung gewonnenen Bilder (Fig. 1), so ergibt sich, daß nur die dunkel gefärbten basalen Abschnitte wahrnehmbar sind und somit für sich allein die ganze Cilie darzustellen scheinen. So weit bei frisch getöteten, in Wasser untersuchten Tieren die Cilien überhaupt einzeln verfolgt werden können, sind sie im wesentlichen auch nur in dem basalen Abschnitt erkennbar. Wenigstens kann man sie so, wenn sie der Körperoberfläche sich zirkulär anlegen, im allgemeinen nicht über den benachbarten „Zwischenstreifen“ hinaus verfolgen; und das gleiche ist an den GOLGI-Präparaten bei schwächerer Vergrößerung der Fall (Fig. 1). Bei starker Vergrößerung dagegen zeigt sich an den GOLGI-Präparaten deutlich, daß die Cilien, an denen nun auch das Endstück erkennbar ist, in ihrer ganzen Länge den Abstand zweier Zwischenstreifen erheblich überschreiten.

Außer dieser Differenzierung der Cilie in zwei Abschnitte lassen sich aber an den GOLGI-Präparaten noch Beobachtungen über die Form der Cilien anstellen, die mir nicht ohne Bedeutung zu sein scheinen (Fig. 1—3). Vor allem zeigt sich, daß die Cilien nur selten gerade gestreckt, sondern fast ausnahmslos gekrümmt sind. Aus der Tatsache aber, daß diese Krümmung bei den einzelnen Cilien eine verschiedene ist, folgt mit unbedingter Sicherheit, daß die Cilien nicht starr sein können, wie noch in den letzten Jahren für die Cilien von Gewebezellen wieder behauptet wurde, sondern daß sie zweifellos die Fähigkeit ihre Form zu verändern, eine eigene aktive Bewegungsfähigkeit besitzen müssen. Die Anordnung

der Cilien in den Präparaten macht ganz entschieden den Eindruck, daß durch die Konservierung bestimmte Phasen der Bewegung festgehalten werden, und ich kann keinen Grund für die Meinung finden, daß die verschiedenen Formen der Cilien irgendwie unnatürlich seien. Jedenfalls läßt sich mit Bestimmtheit behaupten, daß die Form, in welcher die Cilien im Präparate erscheinen, durch die ihnen im Leben zukommenden Eigenschaften bedingt ist.

Es ist nun von großer Wichtigkeit, daß die Form der Cilien stets eine schraubig-spiralige ist oder wenigstens als ein Ausschnitt einer schraubigen Spirale aufgefaßt werden kann. Viele Cilien sind einfach bogenförmig gekrümmt (Fig. 3, Fig. 2c), andere aber besitzen an der Spitze eine der basalen Krümmung entgegengesetzte Krümmung (einzelne Cilien in Fig. 3, Fig. 2b und besonders Fig. 2d), wodurch die spiralige Krümmung deutlich bekundet wird. Am Präparate erkennt man bei Bewegung der Mikrometerschraube, daß diese Spiralkrümmung nicht nur in einer Ebene verläuft, sondern, was sich in der Figur nicht gut wiedergeben läßt, eine räumliche, also schraubenförmige ist. Auch an den Cilien, welche bogenförmig gekrümmt erscheinen, läßt sich in der Regel feststellen, daß die Krümmung nicht genau in einer Ebene liegt, also einen Ausschnitt einer Schraube darstellt. Zur Untersuchung mit der LÖFFLER'schen Methode eignet sich *Stentor coeruleus* wegen seiner Größe nicht gut (s. oben S. 65); namentlich bei Auftrocknen der Objekte erhält man gar keine günstigen Präparate. Ich habe deshalb nur wenige derartige Präparate von *Stentor* angefertigt.

## 2. *Paramecium caudatum*.

Umgekehrt habe ich bei *Paramecium caudatum* mit der LÖFFLER'schen Färbung im allgemeinen bessere Ergebnisse erzielt, als mit der GOLGI'schen Methode. Mit letzterer erhielt ich niemals eine so allgemeine Färbung aller Cilien, wie bei *Stentor*; sondern es waren stets nur einzelne Partien der Körperoberfläche, an welchen die Cilien geschwärzt wurden. Aber auch an diesen war die Differenzierung in zwei Abschnitte in der Regel nicht so deutlich, wie bei *Stentor coeruleus*. Immerhin gelang es doch, sie auch hier in einzelnen Fällen nachzuweisen. Besser waren dagegen, wie gesagt, die Ergebnisse bei Anwendung der LÖFFLER'schen Methode, und zwar bei Färbung auf nassem Wege unter dem Deckgläschen. Hier war das Endstück im allgemeinen deutlicher nachzuweisen (Fig. 4). Die

Gesamtlänge der Cilien ist, ebenso wie anscheinend die Dicke, geringer als bei jenen von *Stentor coerules*; doch ist das Verhältnis der Länge des Endstückes zu der des basalen Abschnittes annähernd das gleiche wie bei *Stentor*.

Sehr deutlich ist bei diesen Präparaten die schraubige Krümmung der Cilien wahrzunehmen, und zwar besonders an solchen, welche offenbar schon bei der Konservierung vom Körper des Tieres sich losgelöst hatten.

Daß die Cilien der Infusorien abgeworfen werden können, scheint bis jetzt nur selten beobachtet worden zu sein; ich finde hierüber nur wenige Angaben; so bei FABRE-DOMERGUE (88, S. 58), bei LÖFFLER (s. oben S. 68), der von einer „abgeworfenen Geißel“ (= Cilie) spricht, und bei KÜLSCH (02, S. 16), der, ebenso wie FABRE-DOMERGUE berichtet, „daß auch vollständig isolierte Cilien noch einige Zeit schlagen“. Bei Mastigophoren dagegen ist der Verlust der Geißeln durch Abwerfen eine seit langem bekannte Erscheinung (vgl. BÜTSCHLI Protoz., S. 673; FISCHER 94, S. 204). In den LÖFFLER-Präparaten von *Paramacium* finden sich nun abgeworfene Cilien zwischen den angeschnellten Trichocysten nicht selten in größerer Anzahl. Und zwar findet man sie hier sowohl in Präparaten, die auf trockenem, wie bei solchen, die auf nassem Wege gefärbt waren, bei letzteren auch dann, wenn die Tiere nicht durch Klopfen auf das Deckgläschen zersprengt waren (was übrigens nicht leicht auszuführen ist). Dies beweist, daß die Cilien nicht, wie bei den oben beschriebenen Präparaten von *Stentor coerules*, durch das Zerklopfen der Tiere abgebrochen wurden, sondern daß sie sich schon beim Abtöten mit Osmiumdämpfen vom Tiere losgelöst haben müssen. An solchen Cilien kann man, wie gesagt, ihre schraubige Gestalt am besten und in verschiedenen Formen wahrnehmen. Einige besitzen, wie die meisten von *Stentor* in den GOLGI-Präparaten, eine einfach bogige Krümmung (Fig. 4b). Zahlreiche aber zeigen an beiden Enden entgegengesetzte Krümmungen (Fig. 4d). Die basale Krümmung ist dabei in der Regel viel stärker, als bei *Stentor* und kann sich nicht selten zu einer vollständig geschlossenen, ungefähr eiförmigen kleinen Öse einrollen (Fig. 4a). Mitunter ist der von der Öse umschlossene Raum gefärbt, was wohl daher rührt, daß irgend eine, in Form eines dünnen Flüssigkeitshäutchens von der Öse festgehaltene Substanz sich gefärbt hat. Derartige Cilien können unter Umständen beinahe den Anschein erwecken, als wären sie mit einer basalen Verdickung versehen (Fig. 4a, e). Wenn die Cilie an beiden Enden in gleicher Richtung gekrümmt erscheint, was ich im

allgemeinen seltener fand, so ließ sich meistens doch feststellen, daß diese Krümmung nicht in einer Ebene liegt.

### 3. *Frontonia leucas*.

Im wesentlichen die gleichen Resultate wie bei *Paramaecium* ergab die Untersuchung von *Frontonia leucas*. Bei dieser Form gelang sowohl die Färbung mit der GOLGI'schen, wie mit der LÖFFLER'schen Methode. Vom Aussehen gelungener GOLGI-Präparate mag Fig. 11 eine Vorstellung geben, welche das Hinterende eines Tieres bei schwächerer Vergrößerung darstellt. In Fig. 13 dagegen ist der optische Durchschnitt des Seitenrandes wiedergegeben, nach einem auf nassem Wege gefärbten LÖFFLER-Präparate, bei Anwendung stärkster Vergrößerung (Apochr. Immers. 2 mm, Comp. Oc. 18). Der Einfachheit halber wurden natürlich nicht alle Cilien eingezeichnet, sondern nur ungefähr diejenigen, welche bei einer bestimmten Einstellung in ihrem größeren Teile zu erkennen waren. An ihnen, wie an den abgeworfenen Cilien, die aus einem angetrockneten LÖFFLER-Präparat stammen (Fig. 12), ist das Endstück deutlich abgesetzt. In Fig. 13 sind offenbar die basalen Abschnitte der Cilien von dem dunkel gefärbten Rande des Tierkörpers wenigstens teilweise verdeckt. Denn aus dem Verhalten der abgeworfenen Cilien (Fig. 12) geht hervor, daß die basalen stark gefärbten Abschnitte der Cilien länger sein müssen, als sie in Fig. 13 erscheinen; an ihnen ist ferner deutlich, daß die Endfäden relativ kürzer sind, als bei *Stentor coerules* und *Paramaecium caudatum*.

Auch bei *Frontonia* ist, besonders an den abgeworfenen Cilien, die spiralige oder schraubige Krümmung oft sehr deutlich (Fig. 12a) und auch die haken- bis ösenförmige Einrollung des proximalen Endes ist sehr häufig zu beobachten (Fig. 12a, b).

### 4. *Cyclidium glaucoma*.

Der Freundlichkeit des Herrn Geh. Hofrat BÜTSCHLI verdanke ich schließlich eine Photographie eines *Cyclidium glaucoma*, das aus einem aufgetrockneten LÖFFLER-Präparat (aus dem Winter 1896/97) stammt und in Kanadabalsam untersucht wurde (Fig. 18). Sowohl an den gewöhnlichen Körpercilien, wie an der am Hinterende entspringenden langen Borste ist die Differenzierung des Endstücks aufs deutlichste zu erkennen. Auch hier dürfte es, ähnlich wie in den anderen Fällen, ungefähr ein Drittel der Länge der ganzen Cilie einnehmen. Diese Photographie bestätigt aufs schönste die frühere, oben angeführte Beobachtung LÖFFLER's, die sich, wie schon oben

erwähnt, aller Wahrscheinlichkeit nach ebenfalls auf *Cyclidium glaucoma* bezieht.

### B. Zur Morphologie der Flimmerorgane.

Aus den geschilderten Beobachtungen ergeben sich nun mehrere, wie mir scheint, in theoretischer Hinsicht nicht unwichtige Schlüsse.

Das Vorhandensein eines Endstückes ist schon in morphologischer Hinsicht von Bedeutung.

Daß die Cilie „fast in jeder Hinsicht mit den Bewegungsorganen der Mastigophoren, den Flagellen übereinstimmt“, ist früher schon öfter, so z. B. auch von BÜTSCHLI (Protoz. S. 1323) betont worden. A. FISCHER hat dann an den Geißeln gewisser Flagellaten (*Polytoma uvella*, *Chlorogonium euchlorum*, *Bodo spec.*) eine Zusammensetzung aus zwei Teilen nachgewiesen und diese Art von Geißeln als „Peitschengeißeln“ bezeichnet. „Eine solche intakte Peitschengeißel besteht aus zwei Teilen, dem ungefärbt schon sichtbaren, bisher als ganze Geißel aufgefaßten dicken Stiel und der 2—3 mal so langen, äußerst zarten Peitschenschnur“ (FISCHER 94, S. 196). An den Geißeln von *Euglena viridis* und *Monas guttula* gelang es ihm allerdings nicht, eine derartige Peitschenschnur nachzuweisen.<sup>1)</sup>

Dagegen hat BÜTSCHLI (02, S. 52) auch an den Geißeln von *Euglena* einen dünneren Endfaden aufgefunden, worüber er bis jetzt allerdings nur ganz kurz und beiläufig berichtet hat. „Es ergab sich an nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparaten, daß sich ein Achsenfaden in den Geißeln (speziell von *Euglena*) erkennen läßt, der in schraubigen Touren von einer alveolären feinen Hülle umzogen wird, ganz ähnlich wie der Centralkörper der Spirillen, oder fast ebenso wie der von *Spirochaete* von der alveolären plasmatischen Hülle. Das äußerste Ende dieses Achsenfadens läßt keine Hülle mehr wahrnehmen und bildet die schon von LÖFFLER<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Dagegen fand er, daß sie „mit einer oder mehreren Reihen kurzer, dünner, zugespitzter Härchen (Cilien) besetzt“ seien. Schon PLENGE (99, S. 249) und BÜTSCHLI (02, S. 53) haben darauf hingewiesen, daß die scheinbaren Cilien der *Euglena*-Geißeln „krystallitisch-trichitische Ansätze sind, welche sich beim Eintrocknen des Tropfens, oder auch bei der Färbung bilden“. Ich kann mich dieser Auffassung nur durchaus anschließen und möchte, wie auch schon PLENGE betonte, besonders hervorheben, daß an LÖFFLER-Präparaten, die mit Osmiumsäure fixiert und auf nassem Wege gefärbt wurden, nichts von den FISCHER'schen Cilien zu sehen ist.

<sup>2)</sup> Die Angabe von LÖFFLER bezieht sich auf die Cilien von *Cyclidium glaucoma* (s. oben). Bei Bakteriengeißeln ist ein Endstück nicht vorhanden, wie auch BÜTSCHLI fand und ich nach Beobachtungen an Spirillen bestätigen kann.

entdeckte und dann von FISCHER eingehend dargestellte Endspitze der Geißel.“ Herr Geh. Rat BÜTSCHLI hatte die Liebenswürdigkeit, mir auch von seinen Präparaten von *Chlamydomonas* und *Euglena* Photographien zu überlassen (Fig. 19 u. 20). Die Präparate waren nach LÖFFLER gefärbt und wurden in Kanadabalsam untersucht. Bei beiden Formen besitzen die Geißeln am distalen Ende ein deutliches Endstück, das feiner ist und eine blässere Färbung zeigt, als der größere Hauptteil der Geißel. Im Vergleiche mit den von mir beobachteten Infusoriencilien ist das Endstück der Geißeln von *Euglena* und *Chlamydomonas*, auf die Länge der ganzen Geißel bezogen, viel kürzer. Vor allem aber ist es auch erheblich kürzer als die langen peitschenschnurartigen Endfäden der Geißeln von *Polytoma uvella*, *Chlorogonium euchlorum* und *Bodo spec.*, die von FISCHER beschrieben und abgebildet wurden.

Daß die Ausbildung eines „Endstückes“ bei den Geißeln von Flagellaten verbreiteter ist, als es nach den Angaben FISCHER'S scheinen könnte, zeigen die neuesten Beobachtungen von PROWAZEK an *Trichomastix lacertae* (04. S. 5, Fig. 3) und von CL. HAMBURGER an *Dunaliella salina* (05). Bei *Trichomastix* konnte PROWAZEK an der nach hinten gerichteten „Schleppgeißel“ ein deutliches Endstück nachweisen, während die Beobachtungen von CL. HAMBURGER an *Dunaliella* mit den Verhältnissen bei *Chlamydomonas* (Fig. 19) vollständig übereinstimmen.

Während nun durch die Auffindung des Endstückes der Flagellatengeißeln durch FISCHER und BÜTSCHLI ein neuer Unterschied zwischen Cilien und Geißeln festgestellt zu sein schien, ist dieser durch den Nachweis des Endstückes an den Cilien von Infusorien wieder behoben: bei beiden kommt die nämliche distale Differenzierung eines Endstückes vor.

Von besonderem Interesse wird aber diese Übereinstimmung dadurch, daß nunmehr auch für die Cilien die für die Flagellen schon von BÜTSCHLI (02, S. 53), KORSCHULT-HEIDER (02, S. 398)<sup>1)</sup> und PÜTTER (04, S. 37) betonte Ähnlichkeit mit den Geißelfäden tierischer Spermatozoen gesichert erscheint. Auch bei diesen ist in zahlreichen Fällen ein besonderes, am Ende des Schwanzfadens sich absetzendes „Endstück“ bekannt.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Der Hauptgrund für die Übereinstimmung wird von KORSCHULT-HEIDER nicht in dem Vorhandensein des Endstückes, sondern in dem spiraligen Saum der Geißeln von Flagellaten und Spermatozoen erblickt; vgl. unten.

<sup>2)</sup> Vgl. die Darstellungen von WALDEYER in O. HENYOW, Handbuch d. vergl.

Aber nicht nur durch den Besitz eines „Endstückes“ stimmen Infusoriencilien, Flagellatengeißeln und Spermatozoengeißeln miteinander überein, sondern auch in ihrer ganzen Form zeigen sie eine weitere, nicht minder wichtige prinzipielle Ähnlichkeit.

Ich habe schon oben, bei der Beschreibung der einzelnen, von mir untersuchten Cilien gezeigt, daß man nur sehr selten gerade, sondern fast stets gekrümmte Cilien findet und daß ferner die Krümmung der einzelnen Cilien nicht nur bei dem nämlichen Tier eine verschiedene ist, sondern sich entweder deutlich als schraubig erweist oder wenigstens als Ansschnitt einer Schranbe aufgefaßt werden kann. Die Form der Cilien ist also die nämliche, wie die der Geißeln von Flagellaten und Spermatozoen, welche, wie bekannt, in der Regel dentliche Schraubenkrümmung zeigen.

Besonders bemerkenswert ist in dieser Hinsicht die bei den abgeworfenen Cilien von *Paramacium caudatum* und *Frontonia leucas* beobachtete Schleifen- und Ösenbildung (Fig. 4 u. 12), da FISCHER die gleiche Erscheinung an den abgeworfenen Geißeln von Flagellaten festgestellt hat: „abgeworfene Geißeln rollen sich ebenso oft, ja vielleicht sogar etwas häufiger von der Basis aus ein“ (94, S. 225; Taf. XII Fig. 16, 18, 20). Diese Einrollung und Ösenbildung an der Basis ist zweifellos in beiden Fällen der Ausdruck einer besonders starken Einwirkung der gleichen Ursache, welche die flachere Spiral- oder Schraubenform des größeren Teiles der Geißel oder Cilie bedingt.

An den größeren Spermatozoen sind vielfach sehr deutliche undulierende Säume zu beobachten, die im einzelnen zwar sehr verschieden gestaltet sein können, in sehr zahlreichen Fällen aber in deutlichen Spiralwindungen verlaufen. Die gleiche Erscheinung haben BÜTSCHLI (02, S. 52, s. oben), PLENKE (99, Taf. IV Fig. 17 a u. b) und neuerdings PROWAZEK (04, S. 5, Fig. 4) an den Geißeln einiger Flagellaten nachgewiesen. BÜTSCHLI (l. c.) und KORSCHOLT-HEIDER (02, S. 414) haben auch bereits betont, daß hierdurch die Geißeln der Flagellaten und der Spermatozoen sehr aneinander erinnern. Bei den ersteren sind die Säume nur schmal und stellen eine sehr steil ansteigende Schraube dar. Sie sind daher nicht leicht wahrzunehmen. Die schraubige Form legt nun den Gedanken nahe, daß bei den Cilien

u. experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere (01, S. 117) und von KORSCHOLT-HEIDER (02, S. 413 ff.).

der Infusorien, welche noch kleiner sind als die Geißeln der meisten Flagellaten, eine ähnliche spiralige Struktur vorhanden sein möchte, wie bei diesen und den Spermatozoen, und daß sienur wegen der großen Feinheit der Verhältnisse mit unseren optischen Hilfsmitteln nicht wahrgenommen werden kann. Vielleicht darf man die nämliche Vermutung auch für diejenigen Geißeln von Flagellaten und flagellatenähnlichen Spermatozoen äußern, bei welchen es bis jetzt noch nicht gelungen ist, Spiralsäume nachzuweisen.

Eine solche Idee läßt sich für die Cilien der Infusorien weiter begründen. Aus dem Vorhandensein des „Endstückes“ geht jedenfalls mit Sicherheit hervor, daß am Aufbau der Cilie zwei verschiedene Bestandteile beteiligt sind. Schon LÖFFLER hatte aus seinen Beobachtungen an „*Cyclidium*“ geschlossen, daß der größere und breitere Hauptteil der Cilie, gegen welchen sich das Endstück absetzt, „eine Scheide darstelle, aus welcher feine protoplasmatische Fortsätze hervorragen“. Auch ich bin der Meinung, daß die Erscheinung des „Endstückes“ dadurch zustande kommt, daß eine, in den GOLGI- und LÖFFLER-Präparaten stärker gefärbte äußere Schicht eine centrale, mit diesen Methoden weniger stark färbbare Achse am größeren Teil der Cilie scheidenartig umhüllt, am „Endstück“ dagegen nackt hervortreten läßt, daß also die gleiche Ansicht zu Recht besteht, welche für die Auffassung des Endstückes der Spermatozoenschwänze allgemeine Anerkennung gefunden hat. Die „Achse“ der Cilie entspräche demnach dem „Achsenfaden“ der Spermatozoen und darf nun wohl auch als solcher bezeichnet werden; daß ich den nackten Teil des Achsenfadens dem „Endstück“ der Spermatozoen gleichsetze, habe ich durch die Bezeichnung schon zum Ausdruck gebracht. Ihrer Substanz nach müssen wohl der Achsenfaden wie die Hülle als protoplasmatisch betrachtet werden, wie aus der leichten Zerstörbarkeit der ganzen Cilie hervorgeht. Doch dürfte wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß, falls eine Differenz in der Festigkeit beider Bestandteile besteht, der Achsenfaden den festeren Teil darstellt. Aus den Beobachtungen an den Cilien der Infusorien allein läßt sich dies allerdings bis jetzt nicht mit Sicherheit beweisen. Zwar hat es schon an sich mancherlei für sich, den frei hervorragenden Teil als fester zu betrachten; aber immerhin kann man die Möglichkeit, daß dieser,



eine gewisse Festigkeit<sup>1)</sup> besitzende Achenfaden von einer noch festeren, etwa pellicularen Scheide umhüllt werde, nicht ohne weiteres von der Hand weisen. Was aber entschieden dagegen spricht, das ist nicht nur der Vergleich mit den Spermatozoen, sondern auch der Vergleich mit den mit einem Achsenfaden versehenen Pseudopodien, mit den „Achsopodien“, wie sie bei niederen Protozoen auftreten.

Die Berechtigung des Vergleiches der Cilien mit den Spermatozoen wurde oben wohl schon mit genügender Bestimmtheit erwiesen. Von diesen aber wissen wir, namentlich aus den Macerationsversuchen von BALLOWITZ, daß der Achsenfaden den festeren Bestandteil darstellt, die umhüllenden Substanzen dagegen vergänglicherer Natur sind. Das gleiche steht für die „Achsopodien“ der Heliozoen und mancher Radiolarien fest, bei welchen der Achsenfaden, obwohl er wieder ins Protoplasma zurückgezogen und darin resorbiert werden kann, eine größere Festigkeit besitzt, als das ihn umhüllende leichter flüssige Protoplasma.

Auf die Beziehungen von Pseudopodien mit Geißeln und Cilien ist schon öfter hingewiesen worden; schon seit langem sind Fälle bekannt, in welchen Übergangsformen zwischen Pseudopodien und Geißeln zu bestehen scheinen (vgl. BÜTSCHLI, Protoz. S. 672; SCHAUDINN 94, S. 1285; PLENKE 99, S. 223). In neuerer Zeit haben dann aber PÜTTER (04, S. 75) und GERWITSCH (04, S. 61) diese Anschauung insofern weiter ausgebaut, als sie die Cilien und Geißeln als „in spezieller Richtung weiter differenzierte Filipodien“ (Achsopodien) glaubten auffassen zu müssen. PÜTTER findet „die Unterschiede, die zwischen den typischen Bewegungen träger lappiger Pseudopodien der Amöben oder Leukocyten und der für die getrennte Wahrnehmung für das Auge zu frequenten Bewegung der Cilien bei Wirbeltieren bestehen, überbrückt durch eine kontinuierliche Reihe von Formen: über fadenförmige hyaline Pseudopodien, die aber sich noch fließend auf fester Unterlage bewegen (z. B. *Hyalopus*), zu solchen, die frei ins Medium hineinragend mit einer stützenden Achse versehen sind und spontane nutierende Bewegungen ausführen (z. B. *Camptonema*), von diesen wieder zu den noch nicht zu frequent schlagenden Cilien mancher Protisten, besonders Flagellaten (z. B. *Multicilia*), und endlich zu den Flimmerzellen der Wirbeltiere,

<sup>1)</sup> Eine gewisse Festigkeit muß die Cilienachse besitzen; jedenfalls kann sie nicht „leichtflüssig“ sein. Ich betone dies mit Rücksicht auf die unten zu besprechende SCHÄFFER'sche Theorie der Cilienbewegung.

deren Cilien 12 Schläge und mehr in einer Sekunde ausführen können“. In ganz ähnlichem Sinne wie PÜTTER äußert sich GURWITSCH, der auch die ontogenetische Entstehungsweise von Wimpergebilden heranzieht, was ich jedoch für weniger ins Gewicht fallend betrachten möchte.

Ich schließe mich im allgemeinen PÜTTER und GURWITSCH durchaus an und bin der Meinung, daß die Ansicht, die Geißeln und Cilien seien durch weitere Differenzierung von Achsopodien entstanden, durch meine Beobachtungen eine weitere wichtige Stütze erhält. Bisher konnten hierfür in morphologischer Hinsicht nur die Beobachtungen von BÜTSCHLI (02), PLENGE (99) und PROWAZEK (04) an den Geißeln von Flagellaten angeführt werden, und PÜTTER und GURWITSCH heben auch ausdrücklich hervor, daß der Nachweis einer axialen Differenzierung in den Wimpergebilden, deren Vorhandensein beide auch aus physiologischen Gründen postulieren (s. unten), „zur Zeit noch meist auf große Schwierigkeiten stoße“ (PÜTTER 04, S. 76). Für „Cilien“ im engeren Sinne lagen bisher, abgesehen von der meist unberücksichtigt gebliebenen vereinzelt Angabe LÖFFLER's, überhaupt noch keine hierhergehörigen Beobachtungen vor. Der Nachweis des „Endstücks“ an den Cilien von Infusorien, wodurch, wie ich oben gezeigt zu haben glaube, gleichzeitig das Vorhandensein einer axialen Differenzierung sichergestellt erscheint, erlaubt aber nunmehr wie die Flagellen auch die Cilien den Achsopodien anzuschließen. Das „Endstück“ ist somit nicht nur für den rein morphologischen Vergleich der Cilien und Geißeln mit den höher differenzierten Spermatozoengeißeln, sondern auch für die Herleitung und den Vergleich mit niederen, weniger differenzierten Bewegungsorganen der Zelle von Wichtigkeit.

Andererseits aber macht der Vergleich mit beiderlei Elementen, Achsopodien wie Spermatozoengeißeln, in hohem Maße wahrscheinlich, daß der Achsenfaden der Cilie, wie schon oben angedeutet wurde, den festeren, elastischen Bestandteil und die Hülle einen protoplasmatischen, leichter flüssigen Überzug darstellt. Für die Achsopodien ist diese Auffassung, die schon von BRANDT und BÜTSCHLI (Protoz., S. 287) ausgesprochen wurde, ohne weiteres klar und an jedem Achsopodium (z. B. von *Actinosphaerium eichhorni*) am lebenden Objekt leicht zu beweisen. Mit Recht ist auch hervorgehoben worden, „daß die Annahme einer festeren Stütze für die feinen Plasmastränge in Anbetracht der Gesetze des Gleichgewichts der Flüssigkeiten einem wirklichen theoretischen Postulate gleichkommt“ (GURWITSCH 04, S. 61).

Für die Spermatozoenschwänze wird allerdings noch in der Regel die Ansicht vertreten, die besonders in BALLOWITZ ihren entschiedensten Verteidiger gefunden hat, daß der Achsenfaden „kontraktile“ sei. Diese Ansicht wurzelt in der alten Anschauung, daß die fibrilläre Struktur — wie sie BALLOWITZ in den Achsenfäden zahlreicher Spermatozoen nachweisen konnte — eine notwendige Vorbedingung für die Kontraktilität sei. Abgesehen davon, daß in neuerer Zeit zahlreiche und gewichtige Gründe gegen diese Verknüpfung von fibrillärer Struktur und Kontraktilität geltend gemacht worden sind, hat auch besonders gegen die BALLOWITZ'sche Auffassung von der Kontraktilität des Achsenfadens PÜTTER berechnete Einwendungen erhoben.<sup>1)</sup> BALLOWITZ hatte zu zeigen versucht, daß die Hülle der Spermatozoengeißel nach Masse und Struktur sehr verschieden gebildet sei, ja ganz fehlen könne, während der Achsenfaden stets in ganz charakteristischer Beschaffenheit vorhanden sei. Vor allem hieraus zog er den Schluß, daß der Achsenfaden als der wesentliche und eigentlich kontraktile Teil angesehen werden müsse. Da nun der Achsenfaden, wie er nachwies, abgesehen von einer höchst geringen „Kittsubstanz“, nur von den feinsten Elementarfibrillen gebildet werde, hatte er weiter geschlossen, daß diese Elementarfibrillen das eigentlich kontraktile Element sein müssen (BALLOWITZ 89, S. 439). Ich kann PÜTTER nur beistimmen, wenn er demgegenüber gerade umgekehrt argumentiert, wie BALLOWITZ: „Die Bewegungen der Spermatozoen sind ungemein variabel nach Intensität und Form, wir können also eher annehmen, daß sie durch den Anteil des Schwanzes bewirkt werden, der diese selben Eigenschaften zeigt“ (04, S. 37), also die Hülle. Die fibrilläre Struktur allein kann nicht als Beweis betrachtet werden, da ja ganz allgemein die Frage, ob fibrilläre Struktur eine notwendige Vorbedingung der Kontraktilität darstellt, nicht erledigt ist, und da selbst dann, wenn dies der Fall wäre, aus dem Vorhandensein einer fibrillären Struktur nicht ohne weiteres umgekehrt folgt, daß diese auch kontraktile ist. Beobachtungen aber am lebenden Spermatozoon, welche die Kontraktilität des Achsenfadens oder anderer fibrillärer Differenzierungen positiv beweisen, liegen meines Wissens nicht vor. Auf weitere Einwendungen, welche PÜTTER und GURWITSCH gegen die Kontraktilität eines Achsenfadens in Flimmergebilden aus allgemeinen theoretischen Erwägungen über die Bewegung der Cilien erheben, werde ich unten kurz zurückkommen.

<sup>1)</sup> Gegen die Ausführungen von BALLOWITZ sind auch schon früher von anderer Seite Einwendungen erhoben worden.

Zu im wesentlichen gleichen Ergebnissen ist auf ganz anderem Wege KOLTZOFF gelangt. Auf Grund interessanter Beobachtungen an den Spermatozoen von Decapoden kam KOLTZOFF zu der Anschauung, „daß in allen Fällen, wo die Gestalt einer Zelle oder irgend eines Zellorgans von der kugeligen abweicht, elastische Gebilde, in erster Linie elastische Fasern, eine wichtige Rolle spielen“ (03, S. 688). Voraussetzung dieser Anschauung ist die Auffassung, daß der Aggregatzustand des Protoplasmas, im Sinne BÜTSCHLI's, ein flüssiger ist. Die Fäden, welche „nicht kontraktile, sondern im physikalischen<sup>1)</sup> Sinne des Wortes fest und elastisch“ sind, wirken für das flüssige Protoplasma ebenso formbestimmend, wie die festen Drahtfiguren, „mit deren Hilfe PLATEAU flüssige Tropfen so verschiedeuartiger Gestalt herzustellen vermochte“. Auch auf den Schwanz flagellatenförmiger Spermatozoen wendet KOLTZOFF seine Erklärung an. Sowohl der Achsenfaden, wie die weiteren Fäden, welche z. B. in der undulierenden Membran von Spermatozoen vorkommen können (Randfaden, Nebenfaden), sind in diesem Sinne zu beurteilen. Wir haben keinerlei Gründe dafür, irgend welchen Fäden eine besondere „Kontraktilität“ zuzuschreiben (S. 692). Alle Schwanzfäden der Spermien sind fest und elastisch und dienen zur Bestimmung der äußeren Gestalt des Spermiums. Für Cilien verfügt KOLTZOFF bis jetzt nur über eine Beobachtung an „gewissen Flimmerzellen von Pteropoden“; hier „besteht jede Cilie nicht aus einem, sondern aus mehreren Fäden, welche von einer gemeinsamen flüssigen Plasmahaut bekleidet sind“ (S. 694). Diese Fäden vergleicht KOLTZOFF mit dem Achsenfaden der Spermatozoen und faßt sie ebenfalls als formbestimmende elastische Elemente der Cilie auf. Im wesentlichen kommt er also, was die Bestandteile der Spermatozoengeißeln und Cilien betrifft, zu der nämlichen Auffassung, welche PÜTTER vertritt und die vor diesem und KOLTZOFF schon von mehreren anderen Autoren (s. unten), für die Geißeln von Flagellaten und Spermatozoen besonders von BÜTSCHLI (02, S. 53) vertreten worden war. Auch nach BÜTSCHLI's Ansicht funktioniere bei diesen der Achsenfaden als elastischer Bestandteil, während die plasmatische schraubige Hülle das Kontraktile darstelle.

PROWAZEK schließlich hat vor kurzem eine für diese, auch von ihm vorgetragene Auffassung recht wichtige Beobachtung mitgeteilt; er fand nämlich, daß die „sehr flach spiralig verlaufende, mit starken

<sup>1)</sup> „Elastische Fasern“ also nicht in dem gebräuchlichen histologischen Sinne, was zwar KOLTZOFF nicht ausdrücklich bemerkt, aber wohl seiner Meinung entsprechen dürfte.

Vergrößerungen wahrnehmbare sanmartige Hülle“, welche den „elastischen Achsenfaden“ der Geißeln von *Trichomastix lacertae* umgibt, „unter der Einwirkung von Chinin und Esanofelina verquillt und sich stellenweise in Form von Kügelchen und Tröpfchen ablöst“ (04, S. 5).

Alle diese Überlegungen, in denen ich mehrfach den Gedankengängen anderer Autoren folgen konnte, machen auch mir in hohem Maße wahrscheinlich, daß, ähnlich wie bei Achsopodien und bei Geißeln von Flagellaten und Spermatozoen nach BÜTSCHLI, KOLTZOFF, PÜTTER, GURWITSCH und PROWAZEK, der Achsenfaden der Cilie eine formbestimmende und elastische Stütze für die flüssige Hülle darstellt. Die letztere als eine bloße „Kittsubstanz“ (BALLOWITZ) aufzufassen, liegt, vor allem bei Cilien mit einem einzigen Achsenfaden, keinerlei Anlaß vor.

Ebensowenig aber kann es, nach dem Nachweis, daß die Cilie aus zwei Substanzen besteht, weiterhin als zulässig bezeichnet werden, die Cilien als einfache kontraktile Primitivfibrillen oder Myofibrillen zu beurteilen (APÁTHY 97, S. 698, MAIER 02, S. 119).

Obwohl mir eigene neue Beobachtungen nicht vorliegen, dürfte es doch gerechtfertigt sein, an dieser Stelle mit einigen Worten auf die komplizierten Wimperapparate, wie Cirren, Membranellen und undulierende Membranen einzugehen. Von verschiedenen Autoren (MAUPAS, BÜTSCHLI, SCHEWIAKOFF, MAIER) ist teils für einige, teils für alle diese komplizierteren Gebilde angenommen worden, daß sie phylogenetisch durch Verklebung von Ciliengruppen oder Cilienreihen entstanden seien (vgl. BÜTSCHLI, Protoz. S. 1330, 1337, 1344; MAIER 02, S. 125 ff.); und auch ich selbst habe diese Ansicht schon früher vertreten (86, S. 359; 90, S. 208). Der Nachweis einer axialen Differenzierung in einfachen Cilien scheint mir nun aber die Möglichkeit zu gewähren, diese Ansicht mit einer anderen Meinung zu vereinigen, welche wenigstens für die Cirren der Hypotrichen früher schon von NUSSBAUM angedeutet und auch von BÜTSCHLI (Protoz., S. 1331) als möglich bezeichnet worden ist.

Wie schon oben (S. 67) erwähnt wurde, hatte NUSSBAUM angegeben, aber nicht bewiesen, daß die Cilien von *Opalina* „aus einem biegsamen Faden und dem zugehörigen Protoplasma“ bestünden. Bei den Cirren dagegen sollten zahlreiche elastische Fäden in eine

gemeinsame Protoplasmanasse eingelagert sein. BÜTSCHLI aber meint, es bestehe die Möglichkeit, „daß die fibrilläre Beschaffenheit der Cirren eine plasmatische Differenzierung sein kann, ohne daß die konstituierenden Fibrillen ursprünglich als freie Cilien existiert hätten. Daß natürlich die Beschaffenheit der isolierten Fibrille durchaus der der einfachen Cilie entspreche, liege auf der Hand; denn das sei eben das Wesen der Cilie, daß sie eine einfache plasmatische Fibrille durchaus darstelle“ (Protoz., S. 1331). Für Membranellen und undulierende Membranen hält BÜTSCHLI allerdings die Entstehung durch Verschmelzung aus Cilien-, bzw. Membranellenreihen für wahrscheinlich, oder wenigstens die Entstehung an der Stelle von früheren Cilien- oder Membranellenreihen; denn BÜTSCHLI bringt die ganze Frage in Beziehung zu der Körperstreifung der Ciliaten, die ja in erster Linie durch die Anordnung der Cilien bedingt wird.

Eine neue Stütze erhielt nun diese Verschmelzungstheorie durch die in den letzten Jahren ausgeführten Untersuchungen über die Basalkörperchen bei Infusorien. Durch STEVENS (01), MAIER (02) u. a. wurde gezeigt, daß die einfachen Geißeln und Cilien einfache, die Cirren, Membranellen und undulierenden Membranen entsprechend den zahlreichen Fibrillen, in welche sie zerfasert werden können, zahlreiche Basalkörperchen besitzen, so daß in der Tat je eine dieser Fibrillen je einer Cilie entspreche.

Ich möchte nun aber doch glauben, daß jede isolierte „Fibrille“ nicht einer ganzen Cilie, sondern nur dem Achsenfaden entspricht. Es ist wohl keine ganz unberechtigte Hypothese, wenn man annimmt, daß bei der Zerfaserung einer Cirre, Membranelle oder undulierenden Membran — wie sie ja gerade bei Reagentieneinwirkung leicht eintreten kann — die Protoplasmahülle, welche die zahlreichen einzelnen „Fibrillen“ umgibt und zusammenhält, geradeso zerstört wird, wie dies mit den protoplasmatischen Hüllen und undulierenden Säumen an den Spermatozoenschwänzen, nach den bekannten Versuchen von BALLOWITZ, geschieht. Es würden also nach dieser Auffassung die komplizierteren Wimpergebilde — Cirren, Membranellen, undulierende Membranen — im unversehrten Zustande einer Mehrzahl von ganzen Cilien entsprechen, die bei der Zerfaserung aber allein sichtbar bleibenden Fasern nur den Achsenfäden der ursprünglich in die gemeinsame Protoplasmanasse eingelagerten Cilien.<sup>1)</sup> Auf diese Weise wäre also die „Ver-

<sup>1)</sup> In einem gewissen Widerspruch zu dieser Auffassung steht die schon von STEIN (59, S. 71) und STERN (78, S. 42) verzeichnete Beobachtung, daß die ein-

wachstumstheorie“ mit der NUSSBAUM'schen Auffassung der Cirren vereinigt.

Daß komplizierte Wimpergebilde, wie wir sie bei Infusorien finden, auch bei Metazoen vorkommen, ist schon lange bekannt; so ist auf die Ähnlichkeit der „Eckzellen“ an den Kiemen von *Anodonta* und *Cyelas* mit Membranellen schon wiederholt hingewiesen worden (BÜTSCHLI, Protoz., S. 1325; SCHUBERG 90, S. 213). Vielleicht darf man die reihenweise Anordnung der Cilien, welche ENGELMANN (80, S. 514) auf Flimmerzellen von Muschelkiemen, HEIDENHAIN am Epithel der Lebergänge von *Helix hortensis* (99, S. 107) und LUTHER auf dem Körperepithel von mehreren Rhabdocoen (04, S. 13 ff.), sowie am Epithel des Fußes von *Helix pomatia* gefunden haben, als eine Vorstufe solcher Membranenbildung auffassen. Auch die „Wimperflammen“ oder „Flimmerlappen“ der Endzellen in den Protonephridien der Plattwürmer sind wohl membranellenartige Bildungen — eine Ansicht, für welche ich schon früher an anderer Stelle eingetreten bin (95, S. 182) und der sich neuerdings auch BUGGE (02, S. 212) angeschlossen hat.<sup>1)</sup> Die „gewissen Flimmerzellen“ von Pteropoden, bei denen KOLTZOFF (03, S. 694) mehrere axiale Fäden fand, sind wahrscheinlich ebenfalls hierher zu rechnen.

Gerade so, wie bei den Geißeln der Spermatozoen je nach der Größe und Komplikation des Baues eine verschiedene Zahl von Achsenfäden (oder Fibrillen des Achsenfadens) und accessorischen Fäden vorhanden sein kann, gerade so wird bei anderen größeren und komplizierteren Wimperelementen eine größere Anzahl von stützenden Elementen vorhanden sein müssen, deren Anordnung je nach der Form des ganzen Elements verschieden, bei Membranellen also z. B. eine reihenweise sein wird.

Von PÜTTER sind kürzlich auch die Tentakeln der Suctorien dem „physiologischen Kollektivbegriff“ der „Cilie“ unter-

zogen Fasern aufgefaserter Cirren von Hypotrichen noch selbständig beweglich sind. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß in diesen Fällen die Zerkleinerung nicht bis zur Basis der Cirren fortgeschritten ist und daß sich hier noch unversehrtes Protoplasma der Cirren befindet. Jedenfalls bedarf dieser Punkt noch genauerer Feststellung.

<sup>1)</sup> Für Rhabdocoen hat in jüngster Zeit wieder LUTHER sich gegen eine „Verklebung“ der einzelnen Cilien ausgesprochen (04, S. 63); doch muß betont werden, daß er sich dabei hauptsächlich auf die Untersuchung an Schnitten stützt.

geordnet worden (04. S. 11) und er meint, es würde „dies wohl keinen Anstoß erregen“. Ich kann mich jedoch dieser Auffassung durchaus nicht anschließen. Wenn auch die Tentakeln der Suctorien schwingende und pendelnde Bewegungsvorgänge zeigen können, welche PÜTTER zu seiner Meinung veranlaßt zu haben scheinen, so bestehen doch so beträchtliche Unterschiede zwischen Cilien und Tentakeln, daß weder eine Vereinigung unter einen „physiologischen“, noch unter einen „morphologischen“ Kollektivbegriff statthaft sein kann. Da PÜTTER zum Teil durch die Suctoriententakel wichtige physiologische Vorstellungen über die Cilienbewegung zu begründen versucht, so ist es notwendig, auch auf diese Frage hier einzugehen.

Zunächst ist die für die Tentakeln charakteristische Fähigkeit der Nahrungsaufnahme wohl doch nicht so ganz außer acht zu lassen. Aber auch gerade in den von PÜTTER in den Vordergrund gestellten Bewegungsvorgängen bestehen wichtige Unterschiede zwischen Cilien und Tentakeln. PÜTTER (S. 24 ff) führt selbst an, „daß wohl alle Suctoriententakeln die Fähigkeit haben, sich in den Plasmakörper des Tieres zu retrahieren“. Eine derartige Retraction und Wiederaus Streckung ist für Cilien und Geißeln aber nicht bekannt. Denn die bei Geißeln und Cilien wahrscheinlich vorkommende und noch recht untersuchungsbedürftige Resorption durch das Protoplasma, die wohl der Resorption von Achsopodien vergleichbar sein wird, dürfte sich wohl schwerlich hiermit ohne weiteres vergleichen lassen.

PÜTTER verweist ferner schon selbst darauf, daß bei den Tentakeln der Suctorien der Sitz der ausgeführten Bewegungen nach BÜTSCHLI allem Anschein nach nicht im Tentakel selbst, sondern in der Körperoberfläche am Ursprungspunkt des Tentakels gelegen sei. Nach seiner eigenen Auffassung aber trifft dies gerade für die Cilien und Geißeln, für deren Autonomie er eintritt, nicht zu.

Vor allem aber sind die Tentakeln gerade umgekehrt gebaut, wie die Geißeln und Cilien. Während die letzteren, nach den oben stehenden Ausführungen und in Übereinstimmung mit PÜTTER's eigener, aus physiologischen Überlegungen postulierter Auffassung, eine axiale „stützende Substanz“, und eine oberflächlich gelegene „bewegende Substanz“ besitzen, findet sich bei den Tentakeln gerade umgekehrt eine äußere „elastische Hülle“ und ein innerer, „mit Flüssigkeit erfüllter Kanal“. Mit Recht hat auf diesen Gegensatz SCHÄFER kürzlich schon hingewiesen (04. S. 508). Der Hinweis PÜTTER's, daß die „äußere stützende Cuticula der Suctoriententakeln“



der „inneren Stütze der Cilienachse“ ebenso gegenüberzustellen sei, wie „dem Prinzip des äußeren Skelettes der Arthropoden das Prinzip des inneren Skelettes der Wirbeltiere gegenüber stehe“, vermag, angesichts der anderen wichtigen Unterschiede zwischen Cilien und Tentakeln, die ich eben erwähnte, diesen Gegensatz nicht zu beseitigen. Ich bin daher der Meinung, daß es nicht richtig ist, die Suctoriententakeln weder in morphologischer, noch in physiologischer Hinsicht den „Cilien“ unterzuordnen.<sup>1)</sup>

### C. Zur Physiologie der Flimmerorgane.

Bei den zahlreichen ungelösten Problemen, welche die Physiologie der Flimmerbewegung zurzeit noch aufweist, dürften die geschilderten neuen Beobachtungen und Auffassungen der Infusorien-Cilien auch in physiologischer Hinsicht einiges Interesse verdienen. Es liegt mir natürlich fern, eine eigene Theorie der Flimmerbewegung aufzustellen, aber immerhin glaube ich, daß die gefundenen Tatsachen die Möglichkeit gewähren, zur Kritik der verschiedenen bestehenden Theorien der Flimmerbewegung einige vielleicht nicht ganz unwichtige Beiträge zu liefern. Da gerade vor kurzem PÜTTER und GURWITSCH diese Probleme ausführlich erörtert haben, und zwar, obwohl unabhängig voneinander, doch vielfach in ganz ähnlichem Sinne, so werde ich mich öfter auf ihre Ausführungen zu beziehen haben.

Die erste Grundfrage, die bei jeder Theorie der Flimmerbewegung beantwortet werden muß, ist die Frage, ob den Cilien eine eigene aktive Bewegungsfähigkeit zukomme. In den letzten Jahren ist wohl nur noch BENDA dafür eingetreten, daß die Cilien bloß passiv bewegliche, starre Gebilde darstellen, daß sie „nicht formveränderlich, daß sie bewegbar, aber nicht beweglich“ seien (01, S. 156). PÜTTER hat aus der Literatur schon eine Anzahl von Angaben zusammengestellt, aus welchen hervorgeht, daß namentlich für die Flagellaten in einer Reihe von Fällen der Beweis der Beweglichkeit losgelöster Geißeln erbracht ist. Für Infusorien wird von FABRE-DOMERGUE (88, S. 58) und KÖLSCH (02, S. 16) ebenfalls berichtet, „daß auch vollständig isolierte Cilien noch einige Zeit schlagen“. Mir selbst

<sup>1)</sup> Es liegt außerhalb meiner Aufgabe, zu untersuchen, welchen morphologischen Wert nun eigentlich die Tentakeln besitzen. Doch möchte ich nicht zu erwähnen unterlassen, daß mir BÜTSCHLI's Ansicht, die Tentakel der Suctorien vom Mund der Ciliaten abzuleiten, mancherlei für sich zu haben scheint (BÜTSCHLI, Protoz., S. 1869).

stehen in dieser Hinsicht eigene Erfahrungen am lebenden Objekt nicht zur Verfügung. Indessen glaube ich, daß meine Beobachtungen an den konservierten, und besonders an den abgeworfenen Cilien eine aktive Beweglichkeit beweisen. Schon aus der so verschiedenartigen Form, welche die konservierten, noch am Körper festsitzenden Cilien besitzen, muß wohl mit Sicherheit geschlossen werden, daß sie nicht starre, passiv bewegte Fäden sein können, sondern daß sie eigenbeweglich sind. Vor allem aber zeigt die Einrollung und Ösenbildung der abgeworfenen Cilien (und Geißeln), daß sie noch nach der Loslösung oder mindestens im Augenblick des Abgeworfenwerdens einer eigenen Bewegung fähig sein müssen; denn an der festsitzenden Cilie ist eine derartige Einrollung niemals zu beobachten. Daraus folgt aber auch, daß diese nur bei der Loslösung eintretende hasale Einrollung einem Grunde ihre Entstehung verdanken muß, welcher nur in diesem Momente wirksam ist. Man könnte daran denken, daß etwa die Elastizität des Achsenfadens, die vorher durch die Befestigung am Körper eingeschränkt war, nun nach der Loslösung zur vollen Wirkung zu gelangen vermag. Indessen halte ich das nicht für wahrscheinlich; denn gerade an dem durch die Loslösung verletzten basalen Abschnitte müßte sich die tötende Einwirkung der Reagentien wohl zuerst geltend machen, so daß eine nur auf Elastizität beruhende Bewegung des jedenfalls doch protoplasmatischen Achsenfadens gerade hier wohl am ersten zum Stillstand kommen müßte. Wahrscheinlicher ist mir, daß der mit der Loslösung verbundene starke Reiz an der Basis eine stärkere Bewegung der Cilie auslöst und dadurch die Einrollung bewirkt. Auch daran, daß irgend welche Quellungseinwirkungen in Betracht zu ziehen sind, muß gedacht werden. Hier kommen so viele, noch unbekannte Faktoren in Frage, daß eine bestimmte Entscheidung über die wirklichen Gründe nicht getroffen werden kann. Jedenfalls aber geht aus der verschiedenen Form der einzelnen Cilien im konservierten Zustande und aus der basalen Einrollung abgeworfener Cilien, wie ich glaube, mit Sicherheit hervor, daß die Cilien für sich allein einer eigenen Bewegung fähig sind, so daß die von BENDA wieder aufgenommene Ansicht von der Unbeweglichkeit der Cilien sich wohl nicht länger aufrecht halten lassen dürfte.

Da an den abgeworfenen Cilien ein Basalkörperchen nicht zu bemerken ist, so scheint mir dies ein weiterer Beweis dafür zu sein, daß den Basalkörperchen die geheimnisvolle Rolle eines „kinetischen Centrums“ nicht zukommt. Ich schließe mich GURWITSCH (04, S. 79) durchaus an, daß die Bezeichnung der Basalkörperchen als eines

motorischen oder kinetischen Centrums in der Tat ein „ganz unbestimmter und daher auch nichtssagender Ausdruck“ ist, und glaube, daß die an sich schon sehr hypothetische Homologisierung der Basalkörperchen mit Centrosomen, worauf ja diese Vorstellung hauptsächlich beruht, insbesondere durch den Nachweis der ersteren bei Infusorien endgültig widerlegt ist. Ich verweise hierfür auf die Ausführungen MAIER's (02, S. 169).

Ein weiterer Schluß kann aus der Form der konservierten Cilien auf die Art der Bewegung gezogen werden. Da wir sehen, daß die schraubige Form der Geißeln von Flagellaten und Spermatozoen mit einer schraubigen Bewegung verbunden ist (vgl. insbesondere BÜTSCHLI, Protoz. S. 849), so scheint mir sicher zu sein, daß auch die Bewegung der Cilien der von mir beobachteten Infusorien eine schraubige ist, daß diese Cilien also nicht in einer Ebene schlagen, wie es in der Regel beschrieben wird.<sup>1)</sup> Wie weit dies auch für andere Cilien zutrifft, muß weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben.

Die Theorien, welche die Bewegung der Cilien auf Grund der Annahme einer Kontraktilität der Cilien zu erklären versuchen, einschließlich der Inotagmen-Lehre ENGELMANN's, sind neuerdings in den Darstellungen von PÜTTER und GURWITSCH in ziemlich übereinstimmender Weise eingehend kritisiert worden. Es liegt natürlich außerhalb des Rahmens dieser Arbeit, die Theorie der Kontraktion im allgemeinen zu besprechen; ich will nur einiges, was sich speziell auf ihre Anwendung zur Erklärung der Cilienbewegung bezieht, hier anführen. Mit Recht macht PÜTTER<sup>2)</sup> die verschiedenen Bewegungsformen, die an dem gleichen Element auftreten können, gegen die Kontraktionstheorien geltend: die Fähigkeit der Geißeln von Flagellaten, zu verschiedener Zeit in verschiedener Form sich zu bewegen, die Möglichkeit von Geißeln und Cilien (bei Protozoen), „die Richtung des wirksamen Schlages umzukehren“, und schließlich die höchst verwickelten und zum Teil ganz unregelmäßigen Bewegungen, die das Schwanzstück der Spermatozoen beschreiben kann. Schon bei Erklärung einfacher Bewegungsformen durch Annahme kontraktiler Fibrillen stoße man auf Schwierigkeiten, da man bei Festhalten „an der Annahme der Fibrillentheorie, daß die

<sup>1)</sup> Für die Randwimpern („Seitenwimpern“) von *Stylouichia mytilus* hat PÜTTER (00, S. 271; 04, S. 19) angegeben, daß sie bei der Bewegung den Mantel eines Kegels beschreiben können, dessen Spitze in der Wimperbasis liegt.

<sup>2)</sup> Vgl. mein Referat über PÜTTER's Arbeit im Zool. Centralbl. Bd. 11 1904 Nr. 885.

Kontraktionslinien uns das Bild der Verteilung der Fibrillen geben, schon in Sorge um den Raum käme“. „Ein System von Fibrillen aber anzudenken, das instande wäre, durch ein unsagbar kompliziertes Zusammenwirken solche Bewegungsformen hervorzubringen, wie BALLOWITZ sie etwa für die Dytiscidenspermatozoen abbildet, wäre ein Meisterstück der Spekulation“, von dem PÜTTER jedoch nicht glaubt, „daß es je gelingen wird“.

Ganz ähnlich schreibt GURWITSCH (04, S. 76): „Jeder Versuch, den Mechanismus der Flimmerbewegung zu erklären, muß vor allem mit der Tatsache rechnen, daß für die Mehrzahl der Cilien ein festes, architektonisches Gefüge der den Formwechsel bedingenden Teile ausgeschlossen erscheint, da schon eine geringe Änderung des Typus des Schlagens eine durchgreifende Umgestaltung der Verteilung der supponierten kontraktile Elemente zur Voraussetzung hat: wenn man gar den Versuch machen wollte, sämtliche in einer gegebenen Cilie beobachtete Formwechselmodi auf spezielle präformierte Einrichtungen zurückzuführen, so müßte in der Tat die Komplikation derartiger Konstruktionen ganz unermeßlich werden.“

Wie ich oben schon anführte, können, nach meinen Beobachtungen, die Cilien nun keinesfalls mehr als einfache kontraktile Fibrillen („Myofibrillen“, ΑΡΑΤΗΥ) betrachtet werden, da mindestens zwei Substanzen am Aufbau der Cilien beteiligt sind. Eine neue Stütze für die Kontraktionstheorien scheinen mir meine Beobachtungen nicht abzugeben. Denn wenn man z. B. nun den „Achsenfaden“ allein als kontraktile Fibrille auffassen, ihm allein die Kontraktilität zuschreiben wollte, welche man bisher für die ganze Cilie annahm, so wäre das Wesen der Kontraktilität noch ebenso dunkel wie bisher und es bliebe außerdem immer noch die Aufgabe bestehen, die Bedeutung der Hülle aufzuklären. Jedenfalls werden die von PÜTTER und GURWITSCH, wie ich glaube, mit Recht geltend gemachten Bedenken auch durch die Auffindung des Achsenfadens nicht beseitigt.

Ganz unhaltbar scheint mir aber nunmehr die von SCHÄFER aufgestellte Theorie der Cilienbewegung geworden zu sein. SCHÄFER hatte (91, S. 198) am Schlusse eines Aufsatzes über die Struktur des amöboiden Protoplasmas und die Natur des Kontraktionsvorganges in amöboiden Zellen<sup>1)</sup> und im Muskelgewebe die Vermutung ausgesprochen, daß die Cilien aus einer äußeren elastischen Membran und darin eingeschlossenem flüssigen „Hyaloplasma“ bestehen; die

<sup>1)</sup> Zur Kritik dieses Teiles der SCHÄFER'schen Theorie vergleiche man die Ausführungen von BÜTSCHLI (92, S. 182).

Bewegung der Cilien solle durch rhythmisches Zu- und Abfließen von Hyaloplasma aus dem Zellkörper her erfolgen. Durch verschiedentlich angeordnete Verdickungen oder andere lokale Elastizitätsverminderungen der elastischen Membran kämen verschiedene Typen der Cilienbewegung zustande. Diese Theorie wurde durch keinerlei Tatsachen gestützt, und PÜTTER (04, S. 30) war daher wohl nicht im Unrecht, wenn er sie, allerdings in recht scharfer Form, ablebnte. Daraufhin suchte nun aber SCHÄFER seine Theorie kürzlich aufs neue aufrecht zu halten und zwar auf Grund von Tatsachen, die er PÜTTER's zusammenfassendem Referate über die Flimmerbewegung entnahm (04). Eines der Hauptargumente SCHÄFER's stellt nun der Hinweis auf die Tentakel der Suctorien dar, welche einen inneren, mit Flüssigkeit erfüllten Kanal und eine äußere Pellicula besäßen und welche PÜTTER selbst als Stütze für seine eigene, sogleich noch zu erwähnende Theorie der Cilienbewegung angeführt hatte. Wie ich oben schon bemerkte, ist SCHÄFER ganz im Recht, wenn er betont — was übrigens PÜTTER ja nicht entgangen ist —, daß die Tentakeln gerade umgekehrt gebaut sind, als es die Cilien nach PÜTTER's theoretischen Ableitungen sein müssen, dagegen den Voraussetzungen der SCHÄFER'schen Theorie der Cilienbewegung entsprechen. Trotzdem können jedoch die Tentakeln der Suctorien nicht als Beweis für SCHÄFER's Ansicht gelten, da sie, wie ich oben (S. 84) gezeigt habe, überhaupt nichts mit den Cilien zu tun haben und deshalb weder im Sinne PÜTTER's noch im Sinne SCHÄFER's für die Probleme der Flimmerbewegung herangezogen werden dürfen. Vor allem aber zeigt der Nachweis einer axialen, am Ende der Cilie nackt herausragenden Differenzierung, daß die SCHÄFER'sche Annahme eines inneren flüssigen Hyaloplasmas hinfällig ist.

Gegenüber diesem tatsächlichen Befunde können die weiteren, von SCHÄFER neuerdings beigebrachten Gründe wohl nicht mehr in Betracht kommen; um so weniger, als ihnen an sich nur ein ziemlich geringer Wert beizumessen ist. Außer den Suctoriententakeln führt er als weitere Beispiele für die von ihm vorausgesetzte Cilienstruktur die Bandgeißel (Tentakel) von *Noctiluca* und eine Beobachtung SELIGO's an der Schleppgeißel von *Pleocotia* an.

Die Bandgeißel von *Noctiluca* steht nun in ihrem Bau und in ihren Bewegungserscheinungen so isoliert, daß es nicht als zulässig bezeichnet werden darf, sie zur Aufklärung der Probleme der Bewegung echter Geißeln und Cilien zu verwerten, ganz abgesehen davon, daß die ganz bestimmten und charakteristischen Strukturen des Protoplasmas der Bandgeißel ein einfaches Ein- und Ausströmen

von Protoplasma im Sinne SCHÄFER's ausschließen (vgl. BÜTSCHLI, Protoz. S. 1055). Die aus dem Jahre 1886 stammende Beobachtung SELIGO's an der Schleppgeißel von *Plocozia* aber ist so vereinzelt und nach der kurzen Beschreibung und der Zeichnung so unsicher zu beurteilen, daß auch sie keine ausschlaggebende Bedeutung beanspruchen kann; sie bezieht sich überdies auf eine Absterbererscheinung. SELIGO gibt selbst an, daß an der Geißel „bei ihrem Absterben deutlich eine feine Cuticula zu unterscheiden sei, welche als Röhre einen vielfach zerreißen den und zu Kügelchen sich ballenden Inhalt umgibt“ (86, S. 163<sup>1)</sup>). Auch den von SCHÄFER nach PÜTTER angeführten Angaben über Bewegungen innerhalb der flimmernden Zellen und den zum Teil zweifelhaften, zum Teil nicht in diesem Sinne verwertbaren Beobachtungen über Entwicklung von Cilien kann ich ebensowenig Beweiswert zuerkennen,<sup>2)</sup> als dem „physikalischen Modell“ der Flimmerbewegung. Dieses besteht aus einem Gummischlauch, dessen Elastizität an einer Seite, z. B. durch einen Streifen nicht elastischer Substanz, herabgesetzt und welcher mittels einer Spritze abwechselnd mit Wasser gefüllt und wieder entleert wird. Ich will nun nicht leugnen, daß hierbei Bewegungen erzeugt werden können, welche der Bewegung mancher Cilien vergleichbar erscheinen; solange aber die wirklichen Bauverhältnisse keine gesicherte Grundlage für den Vergleich mit einem solchen „Modell“ abgeben, kann diesem natürlich keine entscheidende Bedeutung zukommen, da man doch auf recht verschiedenem Wege ähnliche Wirkungen zu erzielen vermag. Ich glaube daher, daß die SCHÄFER'sche Theorie der Cilienbewegung nicht weiter aufrecht erhalten werden kann.<sup>3)</sup>

Dagegen dürften meine Beobachtungen eine Stütze abgeben für Versuche, die Cilienbewegung zu erklären, die sich in ganz anderer Richtung bewegen.

<sup>1)</sup> PÜTTER schreibt bei Anführung der Angaben SELIGO's (04, S. 16): „An der auffallend dicken Schleppgeißel von *Plocozia vitrea* DUL., die den Körperdurchmesser des Protists um das 3—4fache übertrifft“ usw. Nach diesem Wortlaut, den auch SCHÄFER (04, S. 499) abdruckt, müßte man glauben, die Schleppgeißel übertreffe den Körperdurchmesser um das 3—4fache an Dicke. Das ist natürlich nicht der Fall, sondern die Schleppgeißel „ist 3—4mal so lang als der Körper“ (SELIGO 86, S. 163).

<sup>2)</sup> Ich darf wohl darauf verzichten, hier im einzelnen darauf einzugehen.

<sup>3)</sup> Zusatz bei der Korrektur. Die neuesten Ausführungen SCHÄFER's über Modelle der Cilienbewegung (05, S. 517), auf welche hier nicht mehr näher eingegangen werden kann, dürften so wenig wie sein früheres Modell gegenüber der tatsächlichen Beobachtung festerer axialer Differenzierungen in Betracht kommen können.

Schon 1885 sprach LEYDIG die Ansicht aus (85, S. 162), daß er „nicht die festeren Teile des Flimmerhaares und der Samenfäden für die kontraktile Elemente halten könne, sondern sie alle seien in seinen Augen passiv bewegliche, elastische Bildungen: die halbflüssige Materie sei das aktiv bewegliche oder eigentlich kontraktile Element“. „Die morphologische Grundlage, von welcher die Bewegungsvorgänge an den Flimmerhaaren und Samenelementen ausgehen, läßt sich wohl auch wie am Muskel zerlegen in ein aktiv sich Bewegendes und ein passiv Bewegtes.“ „An den Spermatozoen heben sich ebenfalls in vielen Fällen Teile einer festeren dunkleren Substanz ab gegenüber einer weichen hellen Materie. Letztere ist das sich Bewegende, erstere wird in Bewegung gesetzt.“

VERWORN kam 1890 auf Grund der Formänderungen, welche eine Wimper resp. ein Wimperplättchen der Ctenophoren bei seiner Bewegung ausführt, zu der Ansicht, daß „während die dem Anfang der Reihe zugekehrte Seite den aktiven Teil repräsentiere, von dem die Initiative der Bewegung, die Kontraktion ausgehe, die andere Seite erst in der zweiten Phase der Bewegung in Wirksamkeit trete, indem sie die Wimper durch ihre Elastizität in ihre Ruhelage zurückgleiten lasse“ (90, S. 178). Auch in seiner „Allgemeinen Physiologie“ vertritt VERWORN die gleiche Anschauung, die er auf alle Wimpergebilde ausdehnt: „Wie auch immer die Schwingbahn der verschiedenen Flimmerhaare beschaffen sein mag, allen liegt dasselbe Prinzip zugrunde, daß eine kontraktile Seite sich vom Zellkörper aus kontrahiert und dabei die gegenüberliegende Seite dehnt, welche letztere in der Expansionsphase die Wimper durch ihre Elastizität wieder in die Ruhelage zurückführt“ (03, S. 268).

Im Anschluß an Beobachtungen an den Pseudopodien von *Chlamydomyxa montana* kam RAY LANKESTER zu der Vermutung, daß in allen Cilien und in den anderen Formen von „vibratilem Protoplasma“ ein „elastisches Filament“ vorhanden sein möchte, das von einer feinen Hülle hyalinen Protoplasmas umgeben wird, das das aktiv Bewegende darstellt (97, S. 239).

Während den bisher angeführten Anschauungen keinerlei Beobachtungen an Cilien oder Geißeln zugrunde lagen, konnte BÜTSCHLI seine, allerdings nur kurz und gelegentlich vorgebrachte Ansicht auf die oben erwähnten tatsächlichen Befunde an den Geißeln von Flagellaten stützen. BÜTSCHLI vermutet danach, „daß der Achsenfaden als elastischer Bestandteil funktioniere, die plasmatische schraubenartige Hülle dagegen das Kontraktile darstelle, was erkläre, warum die Geißeln sich zur Schraubenform kontrahieren. Um die tatsächlichen

Schraubenbewegungen der Geißeln nach dieser Auffassung zu erklären, wäre anzunehmen, daß die kontraktile plasmatische Hülle um den Achsenfaden zu rotieren vermöge, eine Möglichkeit, welche nicht ganz unzulässig erscheine“ (02, S. 53).

PROWAZEK (04, S. 5), welcher sich ebenfalls nur ganz kurz und gelegentlich äußert, hält in gleicher Weise den „Achsenfaden“ der Geißeln von *Trichomastix lacertae* für elastisch, während „durch den leichten Spiralsaum wohl die physiologisch geforderte, bestimmt geartete Bahnung der Kontraktionsvorgänge auch morphologisch zum Ausdruck gebracht werde“.

Vor allem aber kamen, wie ich schon mehrfach anzuführen Gelegenheit hatte, in neuester Zeit PÜTTER und GURWITSCH auf Grund von untereinander ziemlich ähnlichen Betrachtungen zu dem Ergebnis, daß in den Wimpergebilden zwei verschiedene Substanzen, eine kontraktile und eine elastische, vorhanden sein müssen. Im wesentlichen sind ihre Gründe, die schon erwähnt wurden, mehr theoretische; vor allem der Formwechsel der Cilien und Geißeln, insbesondere die Möglichkeit, in verschiedener Form oder Richtung zu schlagen, und die vermutliche phylogenetische Zurückführung auf Achsopodien. Tatsächliche Unterlagen für ihre Anschauungen gaben bis jetzt, abgesehen von den von PÜTTER herangezogenen Spermatozoengeißeln, nur die Angaben von BÜTSCHLI und PLENGE von Flagellatengeißeln ab.

Für diese Anschauungen scheinen mir nun meine Beobachtungen an den Cilien von Infusorien, durch welche auch für diese die Existenz eines wahrscheinlich elastischen Achsenfadens dargetan wird, eine um so beweiskräftigere Stütze zu bedeuten, als ich die für die Geißeln von Spermatozoen und Flagellaten von BÜTSCHLI, KORSCHULT-HEIDER u. a. vermutete prinzipielle Übereinstimmung des Baues auch auf die Cilien anstehen konnte, so daß der Versuch, bei den Fragen der Cilien- und Geißelbewegung auf die großen und deshalb in mancher Richtung am besten bekannten Spermatozoengeißeln Bezug zu nehmen, an Berechtigung noch gewonnen haben dürfte.

Wenn ich nun auch die Anwesenheit einer inneren elastischen Stütze sowohl in Geißeln von Spermatozoen und Flagellaten wie in Cilien als gesichert glaube ansehen zu können, so scheint mir doch in anderer Richtung für weitere Forschung noch genug übrig zu bleiben, nämlich in der Frage nach den Gründen und der Art der Bewegungen, welche in dem den Achsenfaden umhüllenden Protoplasma sich abspielen. Gerade der Vergleich mit den Achsopodien, bei welchen ja schon pendelnde Bewegungen auftreten können, deren



Ursache wohl nur im umhüllenden Protoplasma gesucht werden kann, legt den Gedanken nahe, daß die Ursache der Bewegung in den wimpernden Zellanhängen die gleiche sein möchte, wie die Ursache der Pseudopodienbewegung. Seitdem nun in neuerer Zeit die Ansicht allgemeinere Anerkennung fand, daß die Bewegung der Pseudopodien wie andere Bewegungen des Protoplasmas durch Änderungen der Oberflächenenergie bedingt seien, ist von mehreren Seiten auch für die Bewegung der wimpernden Zellenfortsätze die gleiche Erklärung als wahrscheinlich angenommen worden. Insbesondere haben sich PÜTTER (04, S. 42), GURWITSCH (04, S. 77), sowie PRENANT, BOUIN und MAILLARD (04, S. 250) in diesem Sinne geäußert. Ob sich diese Ansicht im einzelnen wird begründen lassen, muß künftiger Forschung vorbehalten bleiben. Indessen wird man in gleichem Maße, ja vielleicht mit größerem Rechte auch die Erklärung in Erwägung ziehen müssen, welche BÜRSCHL, der früher (92, S. 208) ebenfalls geneigt gewesen war, der Oberflächenspannung eine größere Bedeutung für die Entstehung kontraktiler Bewegungen beizumessen, neuerdings angedeutet hat (01, S. 801). Nach dieser Ansicht, welche sich in mancher Hinsicht der ENGELMANN'schen Inotagmenlehre nähert — nur daß an Stelle der hypothetischen „Inotagmen“ alveoläre Strukturen treten —, könnten auch Quellungsvorgänge für die Entstehung der Kontraktionserscheinungen in Betracht kommen. Vielleicht sind auch beide Erklärungen kombiniert — die eine für die plasmatische Hülle, die andere für die axiale Differenzierung — heranzuziehen. Obgleich eine bestimmte Entscheidung hierüber zurzeit kaum gefällt werden kann, darf man wohl immerhin behaupten, daß eine Erklärung der Bewegung flimmernder Elemente, die sich in diesen Richtungen bewegt, größere Berechtigung und Erfolge aufweisen dürfte als diejenige, welche die Flimmerbewegung auf die selbst unerklärte Erscheinung der „Kontraktilität“ zurückzuführen versucht.

## II. Basale Strukturen der Cilien.

### 1. *Paramecium caudatum* EHREG.

Die Oberfläche von *Paramecium caudatum* EHREG. besitzt eine von jener der meisten Holotrichen abweichende Zeichnung, welche, obwohl schon seit lange bekannt, doch wiederholt zu Meinungsverschiedenheiten Anlaß gegeben hat. Während bei der Mehrzahl der übrigen Holotrichen die Cilien in Furchen angeordnet sind,

welche im allgemeinen der Längsachse des Tieres parallel ziehen, entspringen die Cilien von *Paramacium*, wie jetzt fast allgemein anerkannt wird,<sup>1)</sup> in der Mitte kleiner vertiefter Feldchen, welche durch niedrige leistenartige Erhebungen gegeneinander abgegrenzt werden. Diese Auffassung, die zuerst von MACPAS (83, S. 589) und in neuerer Zeit von BÜTSCHLI und JOUKOVSKY (98, S. 28), PROWAZEK (01, S. 455), WALLENGREN (01, S. 76), KÖLSCH (02, S. 9), MAIER (02, S. 91) vertreten wurde, schließe ich mich durchaus an.

Während MACPAS die Umrisse der Feldchen als rhombisch bezeichnet hatte, werden sie von den anderen Beobachtern übereinstimmend als hexagonal abgebildet und beschrieben. In Wirklichkeit trifft beides zu. Während nämlich die Feldchen auf dem größeren Teil der Körperoberfläche allerdings hexagonale Form besitzen (Fig. 5, 7, 9), sind sie zu beiden Seiten der Mundnaht ungefähr rhombisch (Fig. 6); an den Übergangsstellen zwischen den Regionen rein hexagonaler und rein rhombischer Feldchen nähern sich die hexagonalen Umrisse, durch mehr oder weniger starke Verkürzung zweier paralleler Seiten der Sechsecke, der rhombischen Form, in welche sie sonst allmählich übergehen.

In der Mitte der Feldchen entspringt je eine Cilie, an deren Basis H. N. MAIER Basalkörperchen nachweisen konnte (02, S. 91). Wie schon von PROWAZEK (01, S. 455), WALLENGREN (01, S. 76), KÖLSCH (02, S. 32) und MAIER übereinstimmend gezeigt wurde, haben die mit Neutralrot sich färbenden, unmittelbar unter der Pellicula gelegenen Körnchen, die PÜTTER für Basalkörperchen hielt (00, S. 251), keineswegs diese Bedeutung. Auf Grund eigener Beobachtungen an Tieren, die mit einer 0,001 proz. Lösung von Neutralrot behandelt waren, kann auch ich bestätigen, daß die hierbei rot gefärbten Körnchen oder Tröpfchen, die dicht unter der Pellicula liegen, keine Basalkörperchen sind. Wie MAIER fand auch ich sehr häufig zwei oder drei solcher roter Körnchen in einem Feldchen, und zwar auch öfter unter den die Feldchen begrenzenden Leisten, wodurch eine Deutung als Basalkörperchen mit Sicherheit ausgeschlossen wird. Auch mit den Trichocysten haben die roten Körnchen bestimmt nichts zu tun, wie sich leicht feststellen läßt. Ich betone dies besonders deshalb, weil man, wie ich gleich ausführen werde, bei gewissen Präparationsmethoden die Insertion der Trichocysten auf den Leisten der Pellicula deutlich erkennen kann und weil WALLENGREN (01, S. 93) vermutete, daß die sich rot-

<sup>1)</sup> Vgl. betr. der Literatur bei MAIER (02, S. 91) und BÜTSCHLI (Protoz. S. 1281).

färbenden Körnchen „in irgend einer Beziehung zu den Trichocysten stünden“.

An Präparaten, welche mit Kaliumbichromat-Osmiumsäure fixiert, mit Dahlia-Tannin-Brechweinstein behandelt und dann in Paraffinschnitte zerlegt wurden, und ebenso an Eisenhämatoxylin Schnitten konnte ich mit großer Schärfe an der Basis jeder Cilie Körnchen nachweisen, die ich mit MAIER für Basalkörperchen halte (Fig. 5, 6, 7, 9). Soweit die Feinheit der Verhältnisse überhaupt ein Urteil hierüber zu fällen erlaubt, scheint es mir, als ob ihr Durchmesser größer als jener der zugehörigen Cilie sei. Nach MAIER's Angaben und Abbildung liegen sie „dicht an der Oberfläche unter der Pellicula“ (S. 91). Dies ist auch meine Meinung. Ich fühle mich jedoch außerstande, diese durch eine völlig einwandsfreie, ganz unschematisierte Abbildung eines wirklichen oder optischen Quer- oder Längsschnittes durch die Körperoberfläche von *Paramacium* zu stützen. Ich enthalte mich aus der gleichen Ursache, auf Grund von Quer- oder Längsschnitten ein Urteil über das Vorhandensein oder Fehlen einer Alveolarschicht abzugeben, die mehrfach beschrieben, aber auch wieder in Abrede gestellt wurde. Die Verhältnisse, die bei zur Oberfläche senkrechten Schnitten in Betracht kommen, sind zu kompliziert, als daß sich, nach meiner Ansicht, eine völlig sichere Analyse des mikroskopischen Bildes erzielen ließe; auch mit ZEISS Apochr. Immers. 2 mm und Comp. Oc. 18 vermochte ich nicht zu völliger Klarheit zu kommen. Man vergegenwärtige sich nur, was bei einem Quer- oder Längsschnitt durch die Oberfläche eines *Paramacium* im Raum von wenigen  $\mu$  zusammengedrängt ist und auseinandergehalten werden müßte. Selbst bei dünnsten Schnitten werden die Bilder der hexagonalen Feldchen, deren Leisten natürlich nicht alle völlig senkrecht durchschnitten sein können, recht mannigfach sein müssen. Bei der Kleinheit der Feldchen werden diese nicht nur in einer Lage im Schnitt auftreten, sondern in der Regel in mehreren; es ist ferner, bei der unregelmäßig gekrümmten Oberfläche des Tierkörpers, an sich schon recht schwierig, Schwitte zu erhalten, welche sie genau senkrecht durchschneiden. Unmittelbar unter der Pellicula liegen die, in den konservierten Präparaten sich mit Dahlia und Eisenhämatoxylin stark färbenden „Basalkörperchen“, ebenso aber auch die von ihnen sicher verschiedenen, vital mit Neutralrot gefärbten Körnchen. Schließlich durchsetzen die Trichocysten mit ihrem stiftchenartig verschmälerten Abschnitt die unmittelbar unter der Körperoberfläche liegende Zone, um auf den Leisten der Feldchen zu endigen und —

wenn eine Alveolarschicht wirklich vorhanden ist, wie ich es für wahrscheinlich halte — so muß auch sie in der gleichen Zone gelegen sein. Alle diese erwähnten Dinge müssen im Schnitte durch die Oberfläche senkrecht zu ihr stehen: sie bei der Kleinheit des in Betracht kommenden Raumes auseinanderzuhalten, erscheint mir daher zurzeit kaum möglich. Indessen glaube ich, daß man aus der Analyse der Flächenbilder mit Sicherheit schließen kann, daß die mit Dahlia und Eisenhämatoxylin stark färbbaren, in der Mitte der Feldchen liegenden Körnchen dicht unter der Oberfläche liegen und daß sie Basalkörperchen sind.

Eine höchst überraschende Beobachtung machte ich an den Dahliapräparaten, sowohl an den in Kanadabalsam zertrümmerten Tieren, als auf Schnitten. Mit voller Schärfe treten nämlich hier Linien hervor, durch welche die Basalkörperchen der hintereinander liegenden Feldchen untereinander verbunden sind (Fig. 5—9). Die Linien sind schmaler als die Basalkörperchen und liegen mit ihnen in gleicher Ebene, also unterhalb der Pellicula; sie sind unter den hexagonalen (Fig. 5) wie unter den rhombischen Feldchen (Fig. 6) in gleicher Schärfe nachzuweisen. Mitunter schien es, als ob die Basalkörperchen allmählich in die feinen Linien übergingen, also mehr einen spindelförmigen als kreisförmigen Umriß besäßen (Fig. 6 u. 8). Besonders auffallende Bilder erhält man dann, wenn die Leistchen, welche die Pelliculafeldchen begrenzen, nur blaß oder gar nicht gefärbt sind und, bei weit offener Blende, gegenüber den starkgefärbten Basalkörperchen und ihren Verbindungslinien völlig zurücktreten, namentlich bei Anwendung von etwas schwächeren Vergrößerungen (nicht Comp. Oc. 18, sondern 12 oder 8). Dann erscheinen die Linien besonders scharf und deutlich und die Basalkörperchen machen den Eindruck gleichmäßig voneinander entfernter Anschwellungen. Mitunter sieht man, allerdings nur sehr schwach und blaß, daß von den Basalkörperchen außer den die Längslinien bildenden feinen Linien noch andere radienförmig ausstrahlen (Fig. 9).

Obwohl ich nun, wie oben erwähnt, auf Schnitten einen Alveolarraum nicht nachweisen kann, bin ich der Ansicht, daß die eben erwähnten Liniensysteme, die nach Analyse des Flächenbildes unmittelbar unter der Pellicula liegen, auf einen solchen zu beziehen sind und daß die Längslinien eine fibrilläre Differenzierung innerhalb desselben darstellen. Jedenfalls müssen alle diese Linien als protoplasmatische Differenzierungen aufgefaßt werden. An Paramaecien, bei welchen durch Einwirkung schwachen Alkohols die Pellicula abgehoben war, wobei, wie bekannt, das Protoplasma

schrumpft und unregelmäßig deformiert wird, konnte ich diese Strukturen nicht auffinden, weder an mit Dahlia gefärbten zertrümmerten Tieren noch an Schnitten.<sup>1)</sup>

Übrigens konnte ich sie überhaupt nur an den Dahliapräparaten, die mit Kaliumbichromat-Osmiumsäure konserviert waren, mit Deutlichkeit nachweisen. An Sublimatmaterial, das nach verschiedenen Methoden gefärbt wurde, war nichts davon zu erkennen, auch nicht bei Färbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. Bei den Dahliapräparaten (deren Fixierung durch Kaliumbichromat-Osmiumsäure übrigens auch erheblich besser ist, als jene der Sublimatpräparate) wirkt offenbar das Chromsalz als schwache Beize; und da die Dahlialösung oder wahrscheinlich das zur Fixierung verwandte Tannin nicht tief eindringt (s. oben), so nimmt fast nur die Oberfläche, d. h. die Pellicula und die unmittelbar darunter liegende Schicht die Färbung an, wodurch deren Schärfe bedingt wird. Färbt man solche Schnitte nochmals mit Dahlia nach, so wird, da nun auch noch das Tannin als Beize wirkt, die Färbung zu stark. Dagegen ist eine Nachfärbung der Schnitte der mit Dahlia durchgefärbten Tiere mit Eisenhämatoxylin möglich, wobei allerdings die Dahliafärbung ein wenig blasser wird. Diese Nachbehandlung ist indessen aus dem Grunde vorteilhaft, weil durch sie die Trichocysten intensiv gefärbt werden, wie schon MAIER beobachtete. Dadurch aber wird es möglich, die Insertion der Trichocysten an der Pellicula deutlich zu erkennen. Es ergab sich, daß sie stets auf den Leisten der Pelliculafeldchen, nie in diesen selbst, ansitzen, und zwar nicht nur an den Ecken der Hexagone (Fig. 9), sondern, und anscheinend vorwiegend, an den Seiten derselben, welche zu den die Basalkörperchen verbindenden Längsfibrillen senkrecht stehen (Fig. 7 u. 9 tr). Anscheinend liegen sie stets dicht neben den Längsfibrillen. Durch die punktförmigen Enden der Trichocysten wird das Bild der Pellicula noch komplizierter; indessen erlaubt die Klarheit der Färbung im Flächenbild eine genaue und sichere Auflösung des Bildes.

## 2. *Frontonia leucas*.

Bei Anwendung der oben erwähnten Kaliumbichromat-Osmiumsäure-Dahlia methode machte ich auch bei *Frontonia leucas* Beobachtungen, welche mit den bei *Paramacium* erzielten Ergebnissen übereinstimmen.

<sup>1)</sup> Ich ließ den schwachen, ca. 10proz. Alkohol nur ganz kurz einwirken und behandelte dann mit Kaliumbichromat-Osmiumsäure.

Zunächst ergab sich — übrigens auch bei Anwendung der GOLGI'schen Methode —, daß bei *Frontonia leucas* die Cilien nicht in den für die Mehrzahl der Holotrichen typischen Längsreihen stehen, wie die meisten neueren Autoren übereinstimmend angeben (MAUPAS 83, S. 468;<sup>1)</sup> BABLIANI 88, S. 26; FABRE-DOMERGUE 88, S. 16); sie sitzen auch nicht „auf sehr kleinen Papillen, welche in ihrer Gesamtheit den Anschein einer Längsstreifung bedingen“, wie SCHEWIAKOFF (89, S. 38) berichtet, sondern sie entspringen, wie bei *Paramaecium*, in der Mitte flacher Feldchen, welche durch niedrige Leisten begrenzt werden. Bei Anwendung starker Färbung<sup>2)</sup> gelang es, dies auch auf Querschnitten in genügend sicherer Weise festzustellen (Fig. 16).

Auch bei *Frontonia leucas* ist die Form der Feldchen an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche verschieden. Am einfachsten und klarsten sind die Feldchen dort, wo sie im wesentlichen die Form eines Rechtecks besitzen, dessen größere Seiten der Längsachse des Körpers parallel sind (Fig. 15); indessen kann man auch hier schon öfter bemerken, daß eine oder zwei Ecken des scheinbaren Rechtecks durch sehr kleine Linien abgestutzt sind und daß es sich daher wie bei *Paramaecium* bei den Vierecken um Polygone handelt, die durch starke Verkürzung einzelner Seiten modifiziert wurden. Dies geht aus dem Verhalten der Feldchen an anderen Stellen der Körperoberfläche hervor (Fig. 14), wo indessen recht komplizierte und schwierig zu ermittelnde Verhältnisse vorliegen. Hier sind nämlich die Feldchen, in welchen die Cilien entspringen, sechseckig; die Sechsecke besitzen jedoch nicht, wie bei *Paramaecium*, drei Paare untereinander paralleler Seiten, sondern ein Paar längerer, zur Körperlängsachse paralleler Seiten, ein zweites Paar kürzerer, hierzu senkrechter Seiten und schließlich ein drittes Paar nicht paralleler, kürzester Seiten, welche nicht diagonal gegenüberliegende, sondern in der Längsrichtung des Tieres hintereinander liegende Ecken der durch die anderen Seitenpaare gebildeten Rechtecke abschneiden. Infolgedessen werden durch diese kürzesten Seiten und die größere Längsseite der benachbarten Feldchenreihe kleine zwickelartige Dreiecke gebildet, welche, ohne einander zu berühren, reihenweise und mit gleichgerichteten Spitzen

<sup>1)</sup> MAUPAS führt die Art unter dem Namen *Ophryoglena magna* n. sp. an, während sie von BABLIANI und FABRE-DOMERGUE als *Cyrtostomum leucas* bezeichnet wird.

<sup>2)</sup> Namentlich Nachbehandlung der Schnitte von mit Dahlia durchgefärbten Tieren mit nochmaliger Dahliafärbung.

zwischen die Reihen der großen, sechseckigen Feldchen eingeschaltet sind. Anscheinend kommen bei *Frontonia* die rechteckigen Feldchen durch Reduktion dieser kleinen Dreiecke zustande.

Die Cilien entspringen nicht genau in der Mitte der Feldchen, sondern stets etwas seitlich davon (Fig. 14 u. 15); in den sechseckigen Feldchen liegen die Ursprungsstellen auf einer Linie, welche die hintereinander liegenden, quer zur Längsachse des Körpers gerichteten Spitzen der kleinen Dreiecke miteinander verbindet, also selbst der Längsachse parallel verläuft. Ich glaube, daß die in zertrümmerten Präparaten und Flächenschnitten in der Mitte der Feldchen bemerkbaren dunkel gefärbten Kreischen auch bei *Frontonia* Basalkörperchen darstellen, vermag jedoch aus ähnlichen Gründen wie bei *Paramaecium* diese Ansicht nicht durch einwandfreie Querschnittsbilder zu stützen.

Interessanterweise finden sich auch bei *Frontonia* Längslinien, durch welche die hintereinander gelegenen Basalkörperchen miteinander verbunden sind; nur erschienen sie noch etwas zarter und blasser als bei *Paramaecium* (Fig. 14 u. 15); sie liegen auch hier unter den die Feldchen begrenzenden Leisten und müssen wohl, wie bei jener Art, als eine fibrilläre plasmatische Differenzierung aufgefaßt werden. Hierfür spricht auch, daß von ihnen zu der nächst gelegenen Längslinie, welche durch die aneinander gereihten Längsseiten der Sechsecke gebildet wird, feine quere Linien ziehen, welche wohl als der Ausdruck einer Längsreihe ungefähr rechteckiger oder quadratischer Alveolen aufgefaßt werden müssen, die unter der, durch die kleinen Dreiecke bestimmten Längszone hinzieht. Auch in dem noch übrigen, größeren Teil der sechseckigen Feldchen glaubte ich mitunter von den Basalkörperchen ausstrahlende Alveolenkanten wahrzunehmen. Sollte sich dies bestätigen, so dürften wohl alle diese unmittelbar unter der Pellicula liegenden Waben auch bei *Frontonia* auf einen Alveolarsaum zu beziehen sein.

### 3. Allgemeines.

Falls die Auffassung zutrifft, daß die in der Mitte der Feldchen von *Paramaecium* und *Frontonia* nachweisbaren Körperchen „Basalkörperchen“ darstellen, wie ich es für wahrscheinlich halte, so sind bei diesen Infusorien Verhältnisse vorhanden, wie sie in ähnlicher Weise bei einigen Metazoenzellen beschrieben worden sind. So sah M. HEIDENHAIN (99, S. 107) an den Flimmerepithelzellen der Lebergänge von *Helix hortensis* an manchen Zellen, daß die Basalkörperchen

bei Flächenansicht eine Anordnung in Reihen erkennen lassen, was schon ENGELMANN bei verschiedenen Objekten beschrieb. „Besonders auffallend aber erschien, daß die Basalkörperchen der nämlichen Reihe durch einen in der Grenzmembran verlaufenden stärker färbaren Streifen untereinander verbunden waren.“ Ganz Ähnliches hat kürzlich A. LUTHER, anscheinend ohne die Angabe HEIDENHAIN'S zu kennen, vom Integument der Rhabdocoelen beschrieben (04, S. 13). Die Cilienwurzeln sind auch hier auf den Zellen in Längsreihen angeordnet, die sich auf benachbarte Zellen fortsetzen können. Bei „sehr genauer Betrachtung gut gelungener Präparate (Eisenhämatoxylin-Eosin) sieht man äußerst zarte schwarze Linien, die alle Cilienwurzeln einer Längsreihe miteinander verbinden, und daneben noch feinere, welche die Basalkörperchen je zweier benachbarter Längsreihen verbinden. Es handelt sich nach LUTHER'S Auffassung um zarte, oberflächlich gelegene fadenförmige Differenzierungen des Cytoplasmas. Die Querverbindungen sind unregelmäßiger als die Längsverbindungen; nicht von jedem Fußstück geht eine Querverbindung aus, oft wird eines, oder ihrer zwei oder drei übersprungen. Auch bilden meist die Querverbindungen zur Längsreihe keinen rechten Winkel, sondern stehen mehr oder weniger schief. Von den Längsreihen ist noch zu bemerken, daß die Cilienwurzeln oft etwas nach rechts oder links verschoben sind, so daß die Längsverbindung eine Zickzacklinie bildet, eine Verschiebung, die jedoch so gering ist, daß das Bild einer Längsreihe dadurch nicht gestört wird.“<sup>1)</sup>

Diese Angaben enthalten die einzigen mir zurzeit bekannten Beobachtungen, welche mit den oben geschilderten Verhältnissen von *Paramecium* und *Frontonia* Vergleichspunkte darbieten. Ob die von NERESHEIMER (03, S. 307) bei *Stentor coeruleus* beschriebenen „Neurophane“, welche die Myophane in der hinteren Hälfte des Tieres begleiten, eventuell in Betracht kommen, vermag ich nicht zu entscheiden, da NERESHEIMER vor allem nichts über etwaige Beziehungen der „Neurophane“ zu den Cilien mitteilt;<sup>2)</sup> ich halte es jedoch nicht für wahrscheinlich, daß es sich hierbei um ähnliche Bildungen handelt, wie

<sup>1)</sup> Auch am Epithel des Fußes von *Helix pomatia* fand LUTHER die Anordnung der Basalkörper in Längsreihen; doch erwähnt er hier nichts von Verbindungen. Wie HEIDENHAIN verweist auch er auf die entsprechenden Beobachtungen ENGELMANN'S an Lamellibranchierkiemen (80).

<sup>2)</sup> Leider hat NERESHEIMER auf die Beobachtungen von BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF (BÜTSCHLI, Protoz. S. 1298) nur wenig Bezug genommen und sich insbesondere nicht über den die Myophane einschließenden „Kanal“ geäußert. Könnten die „Neurophane“ nicht eventuell damit etwas zu tun haben?



bei den von mir untersuchten Holotrichen. Auch die von mir und anderen Autoren an der Basis der Membranellenzone von Heterotrichen und Hypotrichen aufgefundenen „Basalfibrillen“ dürfen wohl nicht ohne weiteres zum Vergleich herangezogen werden.

Über die Bedeutung der faserförmigen, die Basalkörperchen verbindenden Struktur lassen sich natürlich nur Vermutungen äußern. Nahe liegend erscheint es, sie mit dem Metachronismus der Cilienbewegung in Beziehung zu bringen. Das physiologische Zusammenarbeiten der in einer Längsreihe angeordneten Cilien scheint uns verständlicher, wenn wir sie durch eine besondere Verbindung materiell miteinander zusammenhängen sehen. Unwillkürlich sind wir geneigt, in solchen Zusammenhängen analoge Einrichtungen zu erblicken mit den uns von vielzelligen Organismen bekannten und geläufigen nervösen Verbindungen; und die modernen, vielfach angenommenen Anschauungen von der Bedeutung faserförmiger Strukturen im Nervensystem der Metazoen für die Reizleitung, die Neurofibrillenlehre, scheint eine derartige Vorstellung nur zu unterstützen. Durch einen solchen Vergleich wird aber die Bedeutung der faserförmigen Differenzierung, so einleuchtend er erscheint, nicht wirklich erklärt; dazu bedurfte es erst des sicheren Nachweises, daß im Nervensystem die „Neurofibrillen“ tatsächlich das ausschließlich oder überhaupt das Leitende darstellen. Dieser Beweis ist aber nach meiner Ansicht bis jetzt nicht erbracht worden und es würde daher keine Erklärung sein, wenn man die Verbindungen der Basalkörperchen als „Neurofibrillen“ oder überhaupt als Elemente nervöser Art auffassen wollte. Immerhin spricht die besondere Verbindung spezieller Zellteile, wie es die Cilien und Basalkörperchen sind, durch eine eigenartige Struktur dafür, daß diese Struktur mit dem physiologischen Zusammenwirken jener Teile etwas zu tun hat, daß sie vielleicht sogar als die materielle Grundlage hierfür anzusehen ist.

Für ausgeschlossen halte ich eine Deutung als Myoneme, da nicht nur das ganze Aussehen von jenem typischer Myoneme verschieden ist, sondern auch weder bei *Paramecium* noch bei *Frontonia* Kontraktionserscheinungen des Körpers vorhanden sind.

### III. Trichocysten.

Bei Gelegenheit der vorstehenden Untersuchungen über Cilien machte ich auch einige Beobachtungen an Trichocysten, welche ich mitteilen möchte, obwohl es nicht in meiner Absicht lag, diese

Dinge eingehender zu untersuchen. Sie ergaben sich an Präparaten, welche nach Fixierung durch Osmiumdämpfe mit der LÖFFLER'schen Geißelmethode behandelt worden waren. In diesen finden sich die Trichocysten in großer Menge ausgeschnellt; sie sind sehr dunkel gefärbt und umgeben die Tiere wie eine Hülle dichtstehender Stacheln. Durch Verschieben des Deckgläschens gelingt es leicht, sie in dünnerer Schicht auszubreiten; dabei fällt auf, daß sie, wie übrigens auch die anderen Teile des Tierkörpers, anscheinend ziemlich spröde sind und leicht zerbrechen. Solche Trichocysten von *Paramaecium caudatum* gibt Fig. 10, von *Frontonia leucas* Fig. 17 wieder; beide sind bei gleich starker Vergrößerung ( $\times 2250$ . Apochr. Immers. 2 mm Comp. Oc. 18) mit dem Zeichenapparat (auf Objekttschhöhe) gezeichnet.<sup>1)</sup>

### 1. *Paramaecium caudatum*.

Die allgemeine Form der ausgeschnellten Trichocysten von *Paramaecium* ist von MAUPAS<sup>2)</sup> (83, Taf. XXI Fig. 15) und MAIER (02, Taf. I Fig. 6d) annähernd richtig wiedergegeben. Nur finde ich sehr häufig die Trichocysten schwach säbelförmig gekrümmt. Das ursprünglich nach innen gerichtete Ende ist, wie bei der ruhenden, so auch bei der ausgeschnellten Trichocyste stärker zugespitzt, als das entgegengesetzte, das äußere; dieses verjüngt sich allmählicher. Die ganze Trichocyste — wir sehen vorläufig vom äußeren Ende ab — ist sehr stark gefärbt und durch deutliche dunkle Konturen begrenzt (Fig. 10), welche den Eindruck einer besonderen Membran machen.

Am äußeren Ende sitzt bei der ruhenden Trichocyste der von MAUPAS, KÜLSCH, MAIER und MITROPHANOW beobachtete haarförmige Fortsatz, mit welchem die Trichocyste die Pellicula und zwar, wie ich schon oben erwähnte, an den die Feldchen begrenzenden Leisten erreicht. Über die Beschaffenheit dieses Endes bei der ausgeschnellten Trichocyste stimmen die Beschreibungen und Abbildungen der verschiedenen Autoren nun nicht überein. MAUPAS zeichnet hier einen

<sup>1)</sup> Ich bemerke dies für einen etwaigen Vergleich meiner Abbildungen mit den neuesten Figuren von H. N. MAIER (02) und MITROPHANOW (04). MAIER's Figuren wurden mit ZEISS (Comp.?) Oc. 6 und Imm.  $\frac{1}{12}$  gezeichnet, also bei einer Vergrößerung von 780; ihre Größe entspricht recht gut dem Verhältnis seiner Vergrößerung zu der von mir angewandten. Dagegen stimmen die Figuren von MITROPHANOW, deren Vergrößerung auf 4000 und 5000 angegeben wird, mit den von MAIER und mir gezeichneten Größenverhältnissen nicht überein.

<sup>2)</sup> Für die ältere Literatur verweise ich auf MAUPAS und BÜTSCHLI (Protoz.).

kleinen beutelförmigen Anhang, dessen Durchmesser ungefähr dem größten Querschnitt des Trichocystenkörpers entspricht, und ist der Meinung, daß er eine Umbildung des haarförmigen Fortsatzes sei, den er dem Cnidocil der Coelenteraten vergleicht. Im Gegensatz hierzu hat KÖLSCH (02, S. 13) „diesen Anhang stets nur als scharf winklig geknicktes, stäbchenartiges Gebilde gesehen von gleicher Lichtbrechnung und Dicke wie der Trichocystenfaden“. Er hielt es „für das stielartige Endstück, mit welchem die Trichocyste in der Pellicula befestigt ist“. MAIER (02, S. 94 Fig. 6d) beobachtete „die haarförmige Verlängerung in allen Stadien der Ausschnellung“ und glaubt, daß „sie einen besonders differenzierten Teil der Trichocyste vorstellt“; auch er zeichnet an einer seiner Figuren eine winklige Umknickung des Endstückes.

Meine eigenen Beobachtungen vereinigen bis zu einem gewissen Grade die einander widersprechenden Angaben der genannten Autoren. Auch ich fand ausgeschnellte Trichocysten, welche am Ende einen haarartigen Fortsatz besitzen, nicht selten (Fig. 10c); die winklige Umknickung ist jedoch nicht immer vorhanden. Andererseits sah ich wohl ebenso häufig Trichocysten, die an ihrem Ende einen „Kopf“ erkennen lassen, welcher mit dem von MAUPAS gezeichneten<sup>1)</sup> Anhang identisch ist. Dieser „Kopf“, wie ich das Stück nennen will, hat die Form eines kleinen Kegels, dessen Spitze durch eine kuglige oder eiförmige Anschwellung ersetzt ist (Fig. 10f). Wie der „Körper“ der Trichocyste läßt er eine dunklere, membranartige äußere Kontur erkennen; seine Basis ist erheblich breiter als das verjüngte Ende des Körpers, welchem er aufsitzt.

Zwischen diesen beiden Formen von Trichocysten (Fig. 10c u. f) fand ich nun mancherlei Übergänge. Zunächst gibt es Trichocysten, bei welchen der Kopf ein wenig abgehoben erscheint (Fig. 10e). Zwischen Kopf und Körper wird hier eine kurze und gerade, haarartige Linie sichtbar; dabei kann die Basis jederseits (in Wirklichkeit wohl ringförmig) knöpfchenartig verdickt erscheinen. Es macht den Eindruck, als sei der kappenförmige „Kopf“ im Begriff, abgehoben zu werden. Dieser Eindruck wird noch verstärkt durch andere Trichocysten (Fig. 10d), an welchen zwischen Kopf und Körper der haarartige Fortsatz, der in Fig. 10c allein am Ende erscheint, in ganzer Länge sichtbar ist. Bei solchen Formen, wie Fig. 10d u. e,

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung „beutelförmig“ stammt, so viel ich sehe, von BÜRSCH (Protoz. S. 1465), während MAUPAS von einem „appendice, représentant un petit corps oblong, de formes un peu variables“ spricht (83, S. 611).

erscheint der Innenraum des Kopfes oft verhältnismäßig heller als die äußere, membranartige Begrenzung. Ob nun an Formen, wie Fig. 10c, der Kopf wirklich abgehoben ist, vermag ich nicht sicher zu entscheiden, da ich niemals Gebilde gefunden habe, welche ich als solche hätte deuten müssen; doch ist bei der Kleinheit der Gebilde auf diesen negativen Befund vielleicht kein allzu großer Wert zu legen, um so weniger, als ja auch die Möglichkeit, daß sie aus irgend einem Grunde bei der Herstellung der Präparate fortgeschwemmt worden seien, nicht ganz ausgeschlossen werden kann. Nicht ohne weiteres passen in die Folge der Fig. 10f, e, d, c die Stadien, welche in Fig. 10a u. b wiedergegeben sind. In Fig. 10a erscheint der kegelförmige Teil des Kopfes etwas heller und ist mit dem Körper durch ein dunkleres, umgekehrt kegelförmiges Stück verbunden. In Fig. 10b aber sitzt letzteres dem Körper der Trichocyste ebenfalls auf und an Stelle des Kopfes befindet sich ein Anhang, welcher annähernd die Form des Kopfes zeigt, nur vergrößert und wie zu einem blasserem, wölkchenartigen Gebilde verquollen.

In völligem Widerspruch zu meinen eigenen Beobachtungen, wie zu denen der anderen neueren Autoren stehen die Angaben MITROPHANOW's. Nach seinen Beschreibungen und Figuren (04. S. 84 ff., Fig. 6 u. 7) haben die ganz ausgeschleuderten Trichocysten die Form langer und feiner, gewundener Fäden, die im allgemeinen gleichmäßig dick sind, jedoch auch beträchtliche lokale Verdickungen besitzen können. MITROPHANOW's Darstellung beruht anschließend auf Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Soweit es möglich ist, aus seinen Zeichnungen einen Schluß zu ziehen, kann ich nur die Vermutung äußern, daß das, was er als Trichocysten ausgibt, in Wirklichkeit die Cilien sind. Solche Bilder, wie er sie als Trichocysten zeichnet, habe ich in Präparaten gleicher Art nur von den Cilien gesehen, bei den Trichocysten aber stets nur diejenigen Umrisse gefunden, welche den Angaben von MAUPAS und MAIER, wie meiner vorstehenden Schilderung entsprechen; nur waren die Verhältnisse des äußeren Endes, des Kopfes, niemals so deutlich, als auf den Präparaten, die mit der LÖFFLER'schen Geißelfärbung behandelt worden waren.

## 2. *Frontonia leucas.*

Die Trichocysten von *Frontonia* haben, wohl vermöge ihrer bedeutenden Größe, schon seit lange größeres Interesse gefunden. An ihrem äußeren Ende (nach der Ausschleuderung) beobachtete schon

ALLMAN (55, S. 177) eine Differenzierung, die er als eine Umknickung des Fadenendes auffaßt. MAUPAS dagegen (83, Taf. XXI Fig. 11 e) zeichnete einen Anhang, der in der Form an seine Darstellung jenes von *Paramaecium* erinnert und ihn nur durch bedeutendere Größe übertrifft.<sup>1)</sup> Seine Angaben wurden von BALBIANI (88, S. 26) bestätigt, während FABRE-DOMERGUE (88, S. 80) sich auf die Angabe beschränkt, daß er die von ALLMAN beschriebene spiralige Einrollung des Fadens niemals habe sehen können. SCHEWIAKOFF dagegen beschreibt sie als „am vorderen Ende hakenförmig umgebogen“ (89, S. 38; Taf. V Fig. 62 B). Diese Schilderung wird von MAIER wieder in Abrede gestellt (04, S. 94; Taf. I Fig. 6 e). Nach seinen Beobachtungen färbt sich „ein etwa kegel- oder pfeilspitzenförmiges Stück am Vorderende mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, während der übrige Teil einen bräunlichen Ton annimmt. Bei den ausgeschnehten Trichocysten bleibt das erwähnte Stück an der Spitze erhalten und bildet den von MAUPAS gut abgebildeten Anhang („appendice“) am Vorderende.“

Die Angaben über die Trichocysten von *Frontonia* widersprechen einander also in ähnlicher Weise wie jene über die nämlichen Gebilde von *Paramaecium*. Auch hier vermitteln die von mir gefundenen Tatsachen zwischen den beiden entgegenstehenden Meinungen, nur verfüge ich hier über weniger zahlreiche Beobachtungen. Die Form des Körpers der Trichocysten fand ich im wesentlichen so, wie sie namentlich von MAUPAS und MAIER wiedergegeben wurde; von letzterem Autor weiche ich nur insofern ab, als ich fast ausschließlich gerade gestreckte Trichocysten auffand (Fig. 17 a u. b). Die Form ist so ziemlich die gleiche wie bei *Paramaecium*, nur ist der Durchmesser nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnis zur Länge größer. Die Form des „Kopfes“, den ich, wie MAIER, stets dunkler gefärbt fand, ist ebenfalls ähnlich wie bei *Paramaecium*, schwankt indessen zwischen den in Fig. 17 a u. b gezeichneten Umrissen. Ebenso wie bei jener Art fand ich aber auch hier, wenn auch nicht so häufig, Trichocysten, bei welchen der Kopf mit dem Körper durch einen feinen haarartigen Faden verbunden war, nur daß dieser öfter an einer dunklen Linie, welche den Körper vorn quer abschnidet, aufsaß (Fig. 17 a). Es macht also auch hier den Eindruck, als sei der Kopf im Begriff, sich von dem Faden abzuleben.

<sup>1)</sup> Wie schon oben erwähnt, bezeichnet MAUPAS die Form als *Ophryoglena magna*, BALBIANI und FABRE-DOMERGUE dagegen als *Cyrtostomum leucas*.

### 3. Allgemeines.

Über die Deutung meiner Beobachtungen an *Paramaecium* und *Frontonia* bin ich zu einem abschließenden Urteil nicht gekommen. Ich bin zwar mit mehreren der früheren Autoren der Meinung, daß der „Kopf“ dem haarartigen Fortsatz der ruhenden Trichocyste entsprechen möchte. Falls das zutrifft, so würde dieser bei der ausgeschnellten Trichocyste eine Vergrößerung, eine Art Aufblähung erfahren haben. Vielleicht kommt dadurch seine Abhebung von dem in ihm eingeschlossenen feinen Endhärchen zustande (Fig. 10c). Die Fig. 10a u. b sind aber möglicherweise so zu deuten, daß die abgehobene Kopfkappe nicht einfach abgeworfen wird, sondern verquillt, und daß in diesen Stadien das Endhärchen von der verquellenden Kopfkappe verdeckt ist. Dadurch würde sich dann eventuell erklären, warum isolierte Kopfkappen nicht aufgefunden wurden.

Diese Deutung ist zunächst eine hypothetische und bedarf zu ihrer Stütze wohl noch weiterer Untersuchungen. Immerhin dürften meine Beobachtungen die so sehr widersprechenden früheren Angaben in mancher Hinsicht miteinander zu vereinigen geeignet sein. Und wenn meine mehr nur beiläufigen Ergebnisse auch die Natur der Trichocysten noch nicht aufklären, so geben sie vielleicht doch die Anregung, diese merkwürdigen Gebilde mit den von mir angewandten und vielleicht noch mit weiteren Methoden der modernen Technik weiterhin zu untersuchen.

Eines aber darf wohl nun aufs neue und mit abschließender Sicherheit behauptet werden, was schon KÖLSCH (02, S. 13) betont hat, daß die Ansicht VERWORN'S (89, S. 102), die Trichocysten seien erstarrte Fäden einer ausgepreßten Flüssigkeit, nicht länger aufrecht erhalten werden kann. Der komplizierte Bau der ausgeschleuderten Trichocysten dürfte diese Auffassung endgültig widerlegen.

### Literaturverzeichnis.

- 1855 ALLMAN, G. R.: On the occurrence among the infusoria of peculiar organs resembling threadcells. in: Quart. Journ. micr. sc. Vol. 3.  
 1897 APÁTHY, ST.: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. in: Mitteil. Zool. Stat. Neapel 12, Bd.  
 1888 BALBIANI, E. G.: Recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. I. in: Recueil zool. T. 5<sup>me</sup>.  
 1889 BALLOWITZ, E.: Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. in: Arch. ges. Physiol. (PFLÜGER) Bd. XLVI.

- 1901 BENDA, C.: Über neue Darstellungsmethoden der Centrialkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Cilien mit Centrialkörperchen. in: Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.
- 1880—89 BÜTSCHLI, O.: Protozoa.<sup>1)</sup> in: BRONN'S Klassen u. Ordn. d. Tierreichs I. Bd.
- 1892 —: Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
- 1901 —: Referat über: BRANSTEN, Die Energie des Muskels als Oberflächenenergie etc. in: Zool. Centralbl. VIII.
- 1902 —: Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. in: Arch. f. Protistenkunde I. Bd.
- 1902 BOGGE, G.: Zur Kenntnis des Exkretionsgefäß-Systems der Cestoden und Trematoden. in: Zool. Jahrb., Abt. Anat. 16. Bd.
- 1880 ENGELMANN, TH. W.: Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. in: Arch. ges. Physiol. (PFLÜGER) Bd. 23.
- 1893 VAN ERMENGEN, E.: Nouvelle méthode de coloration des cils des bactéries. in: Trav. Laborat. Hygiène et Bacteriol. Gand T. I. (Ref. in Centralbl. Bakt. Parasitenk. Bd. XV. 1894.)
- 1888 FABRE-DRECHET: Recherches anatomiques et physiologiques sur les infusoires ciliés. in: Ann. Sc. nat. 7. sér. Zool. T. V.
- 1894 FISCHER, A.: Über die Geißeln einiger Flagellaten. in: Jahrb. wiss. Bot. Bd. 26.
- 1904 GUWITSCH, A.: Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.
- 1905 HAMBURGER, CL.: Zur Kenntnis der Dunaliella salina und einer Amöbe aus Salinenwasser von Cagliari. in: Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
- 1899 HEDENHAIN, M.: Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. in: Anat. Anz. Bd. 16.
- 1898 JUCKOWSKY, D.: Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Konjugation bei den Ciliaten. in: Verh. Nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. VI.
- 1902 KÖLSCH, K.: Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien. in: Zool. Jahrb., Abt. Anat. 16. Bd.
- 1903 KOLTZOFF, N. K.: Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. in: Biol. Centralbl. Bd. XXIII.
- 1902 KORSCHULT, E. und K. HEIDER: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena.
- 1897 LANKSTER, RAY: *Chlamydomyxa montana* n. sp., one of the Protozoa Gymnomyxa. in: Quart. Journ. micr. sc. N. S. Vol. 39.
- 1901 LEE, A. B. & P. MAYER: Grundzüge der mikroskopischen Technik. 2. Aufl. Berlin.
- 1885 LEYDIG, F.: Zelle und Gewebe. Bonn.
- 1889 LÖFFLER, F.: Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, im besonderen ihrer Wimperhaare und Geißeln. in: Centralbl. Bakteriolog. Parasitenk. Bd. 6.
- 1890 —: Weitere Untersuchungen über die Beizung und Färbung der Geißeln bei den Bakterien. Ibid. Bd. 7.
- 1904 LUTHER, A.: Die Enemesostomien. in: Zeitschr. wiss. Zool. LXXVII.
- 1903 MAIER, H. N.: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. in: Arch. f. Protistenk. 2. Bd.

<sup>1)</sup> Wegen der längeren Publikationsdauer dieses Werkes habe ich es ausnahmsweise nicht mit der Jahreszahl, sondern unter „Protoz.“ citiert.

- 1883 MAUPAS, E.: Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. in: Arch. zool. exp. gén. 2<sup>e</sup> sér. T. I.
- 1904 MITROPHANOW, P.: Étude sur la structure, le développement et l'explosion des trichocystes des Paramécies. in: Arch. f. Protistenk. 5. Bd.
- 1903 NERESHREIMER, E. R.: Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. in: Arch. f. Protistenk. 2. Bd.
- 1886 NUSSBAUM, M.: Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 26.
- 1899 PLENKE, H.: Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten etc. in: Verh. Nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. VI. Bd.
- 1904 PRESANT, A., BOUIN, P. et L. MAILLARD: Traité d'histologie. T. I. Paris.
- 1901 PROWAZEK, S.: Zelltätigkeit und Vitalfärbung. in: Zool. Anz. Bd. XXIV.
- 1904 —: Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XXI.
- 1900 PÜTTER, A.: Studien über Thigmotaxis bei Protisten. in: Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt. Supplementhand.
- 1904 —: Die Flimmerbewegung. in: Ergebn. Physiol. II. Abt. II. Jahrg.
- 1891 SCHÄFER, E. A.: On the structure of amoeboid Protoplasma, with a comparison between the nature of the contractile process in amoeboid cells and in muscular tissue, and a suggestion regarding the mechanism of ciliary action. in: Proceed. R. Soc. London Vol. 49.
- 1904 —: Theories of Ciliary Movement. in: Anat. Anz. XXIV. Bd.
- 1905 —: Models to illustrate Ciliary Action. in: Anat. Anz. XXVI. Bd.
- 1894 SCHAUDINN, F.: *Camptonema nutans* nov. gen., nov. spec., ein neuer mariner Rhizopode. in: Sitz.-Ber. kgl. preuß. Akad. Wiss. 1894.
- 1889 SCHEWIAKOFF, W.: Beiträge zur Kenntnis der bolotrichen Ciliaten. in: Biblioth. zool. Heft 5.
- 1886 SCHUBERG, A.: Über den Bau der *Bursaria truncatella* etc. in: Morph. Jahrb. 12. Bd.
- 1890 —: Zur Kenntnis des *Stentor coerulens*. in: Zool. Jahrb., Abt. Anat. IV. Bd.
- 1895 —: Zur Histologie der Trematoden. in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg Bd. X.
- 1903 —: Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. in: Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXIV.
- 1886 SELIGO, A.: Untersuchungen über Flagellaten. in: Beitr. Biol. Pflanz. Bd. 4.
- 1901 STEVENS, N. M.: Studies on Ciliate Infusoria. in: Proceed. California Acad. Sc. 3. Ser. Zool. Vol. III.
- 1898 TÖNNIGES: Die feineren Bauverhältnisse von *Opalina ranarum*. in: Sitz.-Ber. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg.
- 1889 VERWORN, M.: Psychophysiologische Protistenstudien. Jena.
- 1890 —: Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. in: Arch. ges. Physiol. (PFLÜGER) Bd. 48.
- 1903 —: Allgemeine Physiologie. 4. Aufl. Jena.
- 1901 WALLENGREN, H.: Inanitionsercheinungen der Zelle. in: Zeitschr. allgem. Physiol. I. Bd.



## Tafelerklärung.

Tafel IV.<sup>1)</sup>Fig. 1—3. *Stentor coerules.*

Fig. 1. Stückchen der Körperoberfläche eines in Kanadabalsam zertrümmerten Tieres. — GOLGI'sche Methode. Kdb. — ZEISS Oc. 2 Obj. F. Vergr. 520. — Zeichenapparat.

Fig. 2. Isolierte Cilien von einem in Kanadabalsam zertrümmerten Tiere. — GOLGI'sche Methode. Kdb. — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 3. Stückchen der Körperoberfläche eines in Kanadabalsam zertrümmerten Tieres. — GOLGI'sche Methode. Kdb. — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 4—10. *Paramaecium caudatum.*

Fig. 4. Isolierte Cilien. — LÖFFLER'sche Geißelfärbung. Kdb. Präparat nicht aufgetrocknet. — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 5. Körperoberfläche der Dorsalseite, tangential geschnitten. — Kalibichrom.-Osm.; Dahlia; Tannin; Brechweinst.; Paraff.; Kdb. — Schnittdicke 3  $\mu$ . — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 6. Körperoberfläche der linken vorderen Hälfte der Ventralseite, tangential geschnitten. — Kalibichrom.-Osm.; Dahlia; Tannin; Brechweinst.; Paraff.; Kdb. — Schnittdicke 3  $\mu$ . — ZEISS Comp. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. Zeichenapparat.

Fig. 7. Körperoberfläche der Dorsalseite, tangential geschnitten. — Kalibichrom.-Osm.; Dahlia; Tannin; Brechweinst.; Paraff.; Eisenhämatoxylin; Kdb. — Schnittdicke 3  $\mu$ . — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

tr Trichocysten.

Fig. 8. Körperoberfläche der hinteren Hälfte der Ventralseite, von einem in Kanadabalsam zertrümmerten Tier. — Kalibichrom.-Osm.; Dahlia; Tannin; Brechweinst.; Kdb. — ZEISS Comp. Oc. 12, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 1500. — Zeichenapparat.

Fig. 9. Körperoberfläche der Dorsalseite, tangential geschnitten. — Kalibichrom.-Osm.; Dahlia; Tannin; Brechweinst.; Paraff.; Eisenhämatoxylin; Kdb. — Schnittdicke 2  $\mu$ . — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 10. Ausgeschlenderte Trichocysten. — LÖFFLER'sche Geißelfärbung. Kdb. Präparat nicht aufgetrocknet. — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 11—17. *Frontonia leucas.*

Fig. 11. Hinterende eines nach der GOLGI'schen Methode behandelten Tieres. — Kdb. — ZEISS Oc. 1 Obj. F. Vergr. 415. — Zeichenapparat.

<sup>1)</sup> Leider läßt die lithographische Ausführung dieser Tafel mancherlei zu wünschen übrig.

Fig. 12. Isolierte Cilien. — LÖFFLER'sche Geißelfärbung. Kdh. Präparat aufgetrocknet. — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 13. Optischer Durchschnitt des Körperrandes mit Cilien. — LÖFFLER'sche Geißelfärbung. Kdh. Präparat nicht aufgetrocknet. — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 14. Körperoberfläche mit sechseckigen Feldchen, tangential geschnitten. — Kalibichrom.-Osm.; Dahlia; Tannin; Brechweinst.; Kdh. — Schnittdicke 3  $\mu$ . — ZEISS Comp. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

Fig. 15. Körperoberfläche mit viereckigen Feldchen, tangential geschnitten. Präparation und Vergrößerung wie Fig. 14.

Fig. 16. Querschnitt durch die Körperoberfläche. Präparation und Vergrößerung wie Fig. 14.

Fig. 17. Angeschwellte Trichocysten. — LÖFFLER'sche Geißelmethode. Kdh. Präparat angetrocknet. — ZEISS Comp. Oc. 18, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 2250. — Zeichenapparat.

#### Tafel V.

(Nach Photographien von Herrn Geh. Hofrat BÜTSCHLI.)

Fig. 18. *Cyclidium glaucoma*. — LÖFFLER'sche Geißelmethode. Präparat aufgetrocknet; in Luft untersucht. — ZEISS Comp. Oc. 8, Apochr. Immers. 2 mm. Kopie vergrößert. Vergr. 2970.

Fig. 19. *Chlamydomonas* spec. Vorderende mit den Geißeln. — LÖFFLER'sche Geißelmethode; in Luft untersucht. — ZEISS Comp. Oc. 8, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 1732.

Fig. 20. *Euglena viridis*. Geißel. — LÖFFLER'sche Geißelmethode. Präparat aufgetrocknet. Damar. — ZEISS Comp. Oc. 8, Apochr. Immers. 2 mm. Vergr. 1732.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

## **Zur Kenntnis der *Dunaliella salina* und einer Amöbe aus Salinenwasser von Cagliari.**

Von

**Clara Hamburger** (Heidelberg).

(Hierzu Tafel VI u. 7 Textfiguren.)

---

Anfang Jannar dieses Jahres übersandte Herr Prof. GIGLIO-TOS Herrn Prof. BÜTSCHLI ein Gläschen mit Wasser aus der Saline von Cagliari, das durch eine Flagellate intensiv zinnoberrot gefärbt wurde.

Herr Prof. BÜTSCHLI war so freundlich, mir die nähere Untersuchung des Organismus zu übertragen, und ich möchte ihm an dieser Stelle dafür, sowie für die freundliche Unterstützung bei der Arbeit, meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

Die mikroskopische Betrachtung ergab zunächst, daß es sich um den von DUNAL 1838 entdeckten *Haematococcus salinus* handle.

Die Geschichte dieser Entdeckung ist immerhin interessant genug, um hier in aller Kürze wiedergegeben zu werden. Schon sehr lange hatte die temporäre Rotfärbung gewisser Salzwasserbecken die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Bis zum Jahre 1836 waren die verschiedenartigsten, zum Teil chemischen, zum Teil physikalischen Ursachen zur Erklärung dieses Phänomens herangezogen worden.

Die Pariser Akademie gab daher in diesem Jahre PAYEN den Auftrag, die rotgefärbten Salzwasserbecken des südlichen Frankreich

auf die Ursache ihrer Färbung zu untersuchen. Dieser schrieb die Ursache der Färbung der *Artemia salina* zu. DUNAL widerlegte 1838 diese Ansicht und fand, daß 2 pflanzliche Organismen: *Proto-coccus* und *Haematococcus salinus* die Rotfärbung hervorrufen. Daraufhin wurde von der Akademie eine Kommission zur Klärung der Frage eingesetzt und TURPIN (39), dem nun die Untersuchung übertragen wurde, bestätigte die Richtigkeit der Angaben DUNAL's.

JOLY (40) stellte sich gleichfalls auf die Seite DUNAL's und TURPIN's, indem er feststellte, daß nicht *Artemia* selbst, sondern die von ihr in großer Menge verzehrten flagellatenartigen Organismen, sowohl lebend als auch dadurch, daß sie den Darm der *Artemia* rotfärben, die Farbe des Wassers hervorrufen. Die von DUNAL beschriebenen Formen hielt JOLY jedoch nur für abgestorbene und im Zerfall begriffene Reste eines Flagellaten, den er *Monas Dumalii* nannte. So war diese Frage endgültig gelöst und wurde von zahlreichen späteren Beobachtern aufs neue bestätigt.

In den verschiedensten Gegenden wurde der Organismus seitdem wieder gefunden und unter wechselnden Namen beschrieben. Im Atlantischen Ozean, westlich der Küste von Portugal, nahe der Tajomündung, wurde er im Jahre 1846 gefunden und von MONTAGNE *Proto-coccus atlanticus* genannt. Ferner beobachtete ihn GELEZNOW (71) im See Sak in der Krim, BLANCHARD (91) in Algerien, BUTSCHINSKY (97) bei Odessa, FLORENTIN (99) in Lothringen und BUJOR (100) in Rumänien.

Obgleich dieser Organismus so vielfach gefunden und auch untersucht wurde, war er bisher noch wenig genau erforscht und seine systematische Stellung ebenfalls noch sehr unsicher.

Daß er der Gattung *Chlamydomonas* nicht angehöre, der er erst von COHN (65) und später von BLANCHARD (91) zugerechnet wurde, sondern den Vertreter einer neu aufzustellenden Gattung darstelle, ergab meine Untersuchung sehr bald. Aber auch die innere Organisation, sowie die Fortpflanzung war bisher unbekannt, weshalb ich das vorhandene Material zu einer eingehenderen Untersuchung verwendete.

Mitte Februar war das Material ziemlich erschöpft und keine Aussicht vorhanden, das Beobachtete durch weitere Untersuchungen desselben zu vermehren: eine zweite Probe von Cagliari, die zu dieser Zeit eintraf, kam leider in sehr schlechtem Zustande an. Wie Herr Prof. GIGLIO-TOS mitteilte, waren die Organismen von dem Fundort fast völlig verschwunden und keine Aussicht vorhanden, vor Beginn der wärmeren Jahreszeit mehr davon zu erhalten. Ich

entschloß mich daher, meine bisher erhaltenen, wenn auch lückenhaften Resultate niederzuschreiben.

Anfang März wollte ich an die Ausarbeitung meiner Notizen gehen, als ich am 10. März von Herrn Prof. LAUTERBOHN eine Arbeit von TEODORESCO mit dem Titel: „Organisation et développement du *Dunaliella*, nouveau genre de Volvocacée — Polyblepharidée“ erhielt, welche als Separatabdruck aus dem botanischen Centralblatt soeben versendet worden war.

*Dunaliella* ist der von mir untersuchte Organismus, den ich schon als Vertreter einer neuen Gattung erkannt hatte.

Unsere Resultate stimmen in vielen Punkten überein, in anderen müssen meiner Ansicht nach erst weitere Untersuchungen die endgültige Entscheidung bringen.

Da jedoch meine Studien, besonders bezüglich des inneren Baues eingehender sind (TEODORESCO hat nur lebendes Material untersucht) und ich auch einige noch bestehende Lücken ausfüllen kann; da ferner alle meine Resultate unbeeinflusst von denen TEODORESCO's erhalten wurden, so möchte ich sie dennoch veröffentlichen.

Was zunächst die systematische Stellung des Organismus betrifft, so war es von vornherein klar, daß er nicht zu *Chlamydomonas* gestellt werden dürfe, da eine Cellulosehülle fehlt, die für diese Gattung charakteristisch ist.

BLANCHARD (91) spricht zwar von einer „carapace très épaisse et colorée en rouge“, eine solche existiert jedoch nicht und wird nur durch das mit rotem Farbstoff erfüllte Ektoplasma vorgetäuscht. Wenn man den Farbstoff mit Alkohol extrahiert, so tritt aufs deutlichste hervor, daß die scheinbare Hülle nur das Ektoplasma (d. h. ein ektoplasmatischer Alveolarsaum) ist. Reaktionen auf Cellulose ergaben ein negatives Resultat. Ebenso war auf keine andere Weise, weder durch Färben noch durch Plasmolyse oder durch Behandlung mit schwacher Kalilauge das Vorhandensein einer von dem Protoplasmakörper verschiedenen äußeren Membran nachzuweisen. Der plasmatische Körper ist daher nur von einer Pellicula begrenzt wie bei anderen nackten Flagellaten. Auch TEODORESCO fand im wesentlichen dasselbe, indem er dem Flagellaten eine „Hautschicht“ entsprechend der der Euglenen zuschreibt.

Ich stimme daher seiner Ansicht vollständig bei, unseren Organismus als Vertreter einer neuen Gattung der Polyblepharideen unter den Volvocaceen zu bezeichnen. Besonders durch die Untersuchungen von DILL (95) über den gleichfalls hüllenlosen *Pyramidomonas tetrahychnus* war ich dazu geführt worden, eine nähere Ver-

wandtschaft dieser Gattung mit dem roten Flagellaten der Salzseen anzunehmen.

Den von TEODORESCO vorgeschlagenen Namen *Dunaliella salina* DUNAL spec. will ich fortan anwenden.

Die Gestalt der *Dunaliella* ist eiförmig mit bald mehr bald weniger zugespitztem Vorderende, an dem die beiden langen Geißeln inserieren (Fig. 1).

Wie schon erwähnt, ist die Körperoberfläche nur von einem ektoplasmatiscen Alveolarsaum begrenzt. Die äußere Plasmaschicht berührt jedoch nicht direkt das umgebende Medium, sondern ist von einer dicken Gallerthülle umgeben, die bei Untersuchung in der Kulturflüssigkeit unsichtbar bleibt und von TEODORESCO nicht bemerkt wurde. Schon beim Abtöten mit verschiedenen Flüssigkeiten hatte ich beobachtet, daß die Individuen gern aneinander festhaften und dann schnurartig zusammengereiht sind. Bei Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin tingiert sich zuweilen eine dunkle Hülle (Fig. 7 H) und die einzelnen Individuen sind durch Fäden von gleicher Färbung, die sich auch sonst durch das Präparat ziehen, miteinander verbunden. Dies ließ vermuten, daß eine Gallerthülle vorhanden sei, wie sie auch von anderen Flagellaten und einzelligen Algen bekannt ist. Ich brachte die lebenden Organismen daher in Salzwasser, in dem viel chinesische Tusche zerrieben war. Die Untersuchung zeigte die Fig. 2 H dargestellte dicke glashelle Hülle, welche nicht bei allen Exemplaren gleich dick, aber stets deutlich sichtbar war. Manchmal schien es, als ob auch die Geißeln von einer dünnen Gallerte umgeben seien, doch konnte ich hierüber, auch nachdem ich die *Dunaliella* über Osmiumdämpfen abgetötet hatte (in der Annahme, man würde an den unbeweglichen Geißeln mehr sehen können), nicht ins klare kommen.

Da der Körper der *Dunaliella* von keiner festen Hülle umgeben ist, ist er einer weitgehenden Gestaltveränderung fähig, die unter normalen biologischen Verhältnissen nicht zum Ausdruck kommt, wohl aber wenn die Konzentration der Kulturflüssigkeit sich ändert.

*Dunaliella* verträgt relativ sehr konzentrierte Salzlösungen und findet sich ja auch vorzugsweise in den Salzbecken von Salinen, in Lösungen von 20–25° Baumé (= 20–26 Proz. NaCl), wie ich den Mitteilungen früherer Autoren entnehme. Das Salzwasser von Cagliari hatte nach den Angaben von Prof. Giglio-Tos eine Konzentration von 23–25° B.

Nimmt die Konzentration zu, so ändern die Flagellaten ihre Gestalt; das vordere hyaline Körperende zieht sich spitz aus und

der ganze Körper wird länger. TEODORESCO hat über die Veränderung der Gestalt in Zusammenhang mit der Konzentration der Salzlösung systematische Versuche gemacht, während ich nur gelegentliche Beobachtungen mitteilen kann. Ich verweise daher besser auf seine Arbeit und seine Abb. 9—29. Ich habe einen großen Teil der Abänderungen, z. B. die in Fig. 21 dargestellte, ebenfalls gesehen und kann daher seine Ausführungen bestätigen.

Unter normalen Verhältnissen sieht *Dunaliella* etwa so aus, wie ich es in Fig. 1 wiederzugeben versucht habe.

Der ganze Körper ist mit Ausnahme des vorderen Endes, an dem die Geißeln inserieren, rot gefärbt und ich möchte zunächst über den roten Farbstoff einiges bemerken.

Er tritt in Form kleiner Tröpfchen auf und ist, wie mir sicher scheint, nur der äußeren Alveolarschicht des Plasmas eingelagert, während das Chromatophor Träger des grünen Farbstoffes ist. Die Bemerkung TEODORESCO's: „hématochrome imprégnant non seulement le chromatophore, mais encore tout le corps des individus âgés“, stimmt mit meinen Beobachtungen nicht überein.

Bei den geringen Mengen des Farbstoffes, der mir zur Verfügung stand, konnte er nicht in der extrahierten Lösung oder in kristallisierter Form untersucht werden; ich konnte meine Versuche nur in der Weise anstellen, daß ich einen möglichst reich bevölkerten Tropfen der Kulturflüssigkeit auf den Objektträger brachte und die darin enthaltenen Individuen, in der bei Bakterien üblichen Weise, durch schnelles Ziehen durch die Flamme auf demselben autrocknete. Bei dieser Prozedur tritt der Farbstoff gewöhnlich in größeren Tropfen heraus und dies erleichtert die Beurteilung der Reaktionen wesentlich. Dann wurde das auskristallisierte Kochsalz der Kulturflüssigkeit durch Wasser fortgenommen, ein Deckglas aufgelegt und der Verlauf der Reaktionen unter dem Mikroskope verfolgt.

Meine Resultate sind folgende:

Alkohol und Äther lösen den Farbstoff. Konzentrierte Salzsäure (37 Proz.), 1proz. Kalilauge verändern ihn nicht, ebenso wenig Eisenchlorid; alkoholische Jodtinktur verändert seine Farbe in schwarzblau; mit konzentrierter Schwefelsäure 89 Proz. wird er schön blau. Salpetersäure von ungefähr 35 Proz., sowie verdünnte Jodjodkaliumlösung bewirken Grünfärbung.

Diese Ergebnisse stimmen mit den von verschiedenen Forschern für den roten Farbstoff von *Euglena sanguinea* festgestellten gut überein.

WITTICH (63) fand bei *Euglena* die Blaufärbung mit Schwefelsäure und die Unzerstörbarkeit durch Kalilauge. BÜTSCHLI (85—87) bestätigte diese Angaben und fügte noch hinzu, daß Salpetersäure ihn grün färbt. KUTSCHER (97) konstatierte gleichfalls Blaufärbung durch Schwefelsäure, Grünfärbung mit Salpetersäure, Unveränderlichkeit in Kalilauge. Salzsäure vertiefte nach ihm nur das Rot des Farbtones, rief also keine wesentliche Veränderung hervor.

Eine weitere Übereinstimmung mit dem von KUTSCHER untersuchten Farbstoff besteht in der Kristallform desselben.

Setzte ich zu dem aufgetrockneten Präparat Alkohol, so daß der Farbstoff in Lösung ging, und ließ den Alkohol dann auf dem Wärmeschränk verdunsten, so bildeten sich wetzsteinförmige Kristalle des Farbstoffs, die zuweilen zu mehreren zusammengewachsen waren (Fig. 3). BLANCHARD hat 1888 eine kurze Notiz über diesen Farbstoff der *Dunaliella* in dem Bull. de la Soc. zool. de France Bd. XIII p. 153 veröffentlicht, die ich mir leider nicht verschaffen konnte. Er stellt, wie aus einer Anmerkung seiner Abhandlung vom Jahre 1891 hervorgeht, darin fest, daß das Pigment des *Monas Dunalii* (*Dunaliella*) ein Carotin sei. Weitere Untersuchungen, die er in Aussicht stellte, sind meines Wissens bisher nicht erschienen.

Sehr interessant wäre es zu erfahren, ob der rote Farbstoff wirklich, wie auch TEODORESCO annimmt, der Träger des herrlichen Veilchenduftes ist, welchen Wasser, in dem *Dunaliella* in größerer Menge vorkommt, entsendet.

Kehren wir nun zur weiteren Betrachtung der *Dunaliella* zurück, so sehen wir (Fig. 1) in der hinteren Körperhälfte das Pyrenoid schon im Leben als helles Gebilde deutlich; vorn hebt sich, meist weniger gut, der Kern etwas heller von seiner Umgebung ab. Die dunkle Zone, welche den mittleren Teil des Körpers durchzieht, wird durch eine Ansammlung kleiner Körnchen hervorgerufen, die erst nach Entfernung des Farbstoffes deutlich sichtbar werden.

Mehr ist am lebenden Objekte nicht wahrzunehmen. Zu bemerken wäre noch, daß die Geißeln nicht dicht nebeneinander entspringen, sondern durch eine Plasmawarze voneinander getrennt sind, und daß sie länger sind als der Körper.

Das Verhältnis der Körperlänge zur Geißellänge ist etwa 3:4; so beträgt z. B. bei einer Länge des Körpers von 18  $\mu$ , die Geißellänge 24  $\mu$ . Exemplare von dieser Länge finden sich häufig; es ist die normale Mittelgröße, die einer Breite von 12  $\mu$  entspricht.

Kontraktile Vakuolen habe ich ebensowenig gesehen wie TEODORESCO, doch glaube ich im Gegensatz zu ihm nicht, daß solche



vorhanden sind. Bei der häufig wiederholten Betrachtung vorsichtig gepreßter Flagellaten hätte ich sie wohl kaum ganz übersehen können.

Um die einzelnen Zellorgane eingehender zu untersuchen, war es nötig, die Organismen in geeigneter Weise zu präparieren.

Zum Studium der Geißeln verwandte ich die LÖFFLER'sche Geißelbeize. Fig. 4 ist nach einem derartigen Präparat gezeichnet und zeigt sowohl die Größenverhältnisse als auch die spiralege Kontraktion der Geißeln sehr schön. Ebenso ließ sich an den so gefärbten Geißeln ein Endstück (Fig. 4 u. 5 E) gut erkennen. Dieses Endstück unterscheidet sich durch seine mattere Färbung und seinen geringeren Durchmesser von der übrigen Geißel; es wird noch deutlicher dadurch, daß es gegen die übrige Geißel geknickt und auch selbst häufig etwas häkchenförmig gekrümmt ist.

Derartige Endstücke wurden von LÖFFLER an Cilien entdeckt und von A. FISCHER 1894 an seinen Peitschengeißeln näher beschrieben.<sup>1)</sup> Längere Endstücke als die von mir dargestellten fanden sich auf meinen Präparaten nie und ich muß ihr Vorkommen bei *Dunaliella* auch entschieden in Abrede stellen. Die Kürze des Endstückes kann hier also nicht durch ein Abreißen der Peitschengeißel bedingt sein, wie FISCHER annimmt.

An Präparaten, die nach Tötung mit Osmiumdämpfen in SCHAUDINN'scher Flüssigkeit (konz. Sublimat u. Alk. abs.) oder Sublimatessigsäure fixiert waren, bleiben, ebenso wie die Gestalt des Körpers, auch die Geißeln sehr gut erhalten. Nach Färbung mit Eisenhämatoxylin zeigte sich am Grunde der Geißeln ein stark färbbares Körnchen (Basalkörper) (Fig. 6 B), welches der kleinen schon im Leben sichtbaren Plasmawarze entspricht. Von diesem Körnchen zieht ein feiner, sich gleichfalls mit Hämatoxylin stärker färbender Faden (Fig. 6 F) bis zum Kern, der dem Vorderende stark genähert liegt und nicht, wie TEODORESCO meint, in oder ein wenig vor der Mitte des Körpers.

Die gewöhnliche Gestalt des Kerns ist ungefähr die eines gleichschenkligen Dreiecks mit abgerundeten Ecken, dessen Spitze nach vorn gerichtet ist. Der achromatischen Grundsubstanz ist ein Binnenkörper eingelagert, welcher zuweilen zentrisch, zuweilen etwas exzentrisch liegt.

Der vorderen Spitze des Kerns, zu der sich der vorhin erwähnte

<sup>1)</sup> Siehe auch SCHUBERG, A.: Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. VI S. 61.

Faden von dem Basalkörper der Geißeln erstreckt, setzt sich, gleichfalls an diesem Basalkörper endend, ein kegelförmiger Körper (Fig. 6V) an, der die Beziehungen zwischen Geißelbasis und Kern noch deutlicher werden läßt.

Bei Behandlung mit Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Säurefuchsin werden der Binnenkörper und der Faden schwarz gefärbt, während sich der kegelförmige Körper sowie die achromatische Kernsubstanz rot tingieren. Ähnliche Beziehungen zwischen Geißel und Kern fand PLENGE (97) bei Myxomycetenschwämmern und Flagellaten. Der kegelförmige Körper, den ich oben beschrieb, entspricht PLENGE's Verbindungsstück; den zum Kern führenden Faden beobachtet er gleichfalls. PROWAZEK (01) fand bei *Polytoma* ähnliche Verhältnisse.

Eine Struktur der achromatischen Kernsubstanz ist an Eisenhämatoxylinpräparaten nach obiger Behandlung nicht deutlich sichtbar. Nach Konservierung mit Jodalkohol und Färbung mit angesäuertem DELAFIELD'schem Hämatoxylin dagegen, zeigt die Grundsubstanz eine deutlich alveoläre Struktur (siehe Fig. 7). An Präparaten, die auf letztgenannte Weise hergestellt wurden, treten im Körperprotoplasma rotgefärbte kleine Körnchen (Fig. 7 r. K.) hervor, die wohl sicher mit den „roten Körnchen“, die BÜTSCHLI bei Bakterien, Flagellaten etc. nachgewiesen hat, identisch sind (A. MAYER's Volutinkörner).

Im lebenden Organismus ist der Kern nur sehr undeutlich und überhaupt nur in seinem vorderen Teile sichtbar. Dies hat seinen Grund in der Lagerung der schon früher erwähnten kleinen Körnchen, welche die Mittelzone des Körpers vollständig erfüllen und sich bis nahe an das Vorderende erstrecken. Nach Entfernung des roten Farbstoffs sind sie besser sichtbar; man erkennt dann, daß der Kern in seinem hinteren Teile gänzlich von ihnen umhüllt wird und nur mit der Spitze frei hervorragt (Fig. 9N).

Die Gestalt der einzelnen Körnchen ist erst zu erkennen, wenn sie aus dem Körper isoliert werden. Dies geschah durch Zerfließenlassen des Organismus. Ich entnahm zu diesem Zwecke ein möglichst kleines Tröpfchen der Kultur, bedeckte es mit einem Deckglase, dessen Druck bei der geringen Menge der Flüssigkeit, die durch Verdunsten sich noch verringert, bald so stark wird, daß Plasma und die Körnchen aus dem Körper hervortreten. Sie sind nicht, wie TEODORESICO meint, runde Tröpfchen, sondern von kantigen Flächen begrenzt (Fig. 8). Dieses, sowie ihre starke Lichtbrechung lassen es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß sie kristallinischer

Natur sind. Es lag von vornherein nahe, daß es sich um Exkretkristalle handeln könne, und ich suchte daher durch mikrochemische Reaktionen ihre Natur genauer festzustellen, soweit es bei dem geringen zur Verfügung stehenden Material möglich war.

In absolutem Alkohol oder Äther lösen sich die Körnchen nicht; dagegen sind sie schon in schwachen Säuren (10proz. Schwefelsäure und 2proz. Salzsäure) leicht löslich; ebenso auch in 2proz. Kalilauge. In heißem Wasser lösen sie sich sehr langsam.

Alle diese Reaktionen wiesen auf eine große Ähnlichkeit mit den von SCHEWIAKOFF (93) untersuchten Exkretkristallen von *Paramecium caudatum* hin. Auch in bezug auf ihre Gestalt stimmen sie mit den in seiner Figur 3k abgebildeten Formen überein. Um festzustellen, ob sie gleich diesen im wesentlichen aus phosphorsaurem Kalk bestehen, setzte ich einem Trockenpräparate, aus welchem der Farbstoff durch Alkohol entfernt war, und welches dann in Wasser übergeführt wurde, eine mit Salzsäure versetzte 5proz. Lösung von molybdänsaurem Ammoniak zu. Die Kristalle lösten sich alsbald; die Bildung von Ammoniumphosphormolybdat ließ sich jedoch nicht nachweisen. Ob die Quantität der Körnchen zu gering war, oder ob hier doch ein anderer Körper vorliegt als bei den Infusorien, lassen meine Untersuchungen ungewiß.

Löst man die Körnchen im Innern der *Dunaliella* durch eines der oben angegebenen Lösungsmittel, so wird an ihrer Stelle ein grobmaschiges Netzwerk sichtbar (Fig 6m), dem sie eingelagert waren. Dieses Netz ist der optische Ausdruck eines Wabenwerkes, dessen den Kern begrenzende Schicht radiär zu demselben angeordnet ist und daher leicht einen ihm zugehörigen Alveolarsaum vortäuscht.

Die Gestalt des grünen Chromatophors, welcher die hintere Körperhälfte von *Dunaliella* einnimmt, ist am lebenden, rot gefärbten Organismus nicht festzustellen.

Bei einem Präparat, das in der Kulturflüssigkeit längere Zeit auf dem Wärmeschränk bei ca. 30—40° zugebracht hatte, war der rote Farbstoff ganz entfärbt und nur große farblose Tropfen an der Oberfläche des Individuums sichtbar, während das grüne Chromatophor seinen Farbstoff noch enthielt und deutlich hervortrat; es füllt die hintere Körperhälfte vollständig aus, so daß der Alveolarsaum des Ektoplasmas ihm direkt aufliegt. Nach vorn ist es konkav vertieft (siehe Fig. 6c).

Das ihm eingelagerte Pyrenoid ist, wie auch TEODORESCO hervorhebt, schon im Leben deutlich sichtbar. Mit Paracarmin, Hämalaun, zuweilen auch mit Eisenhämatoxylin tingiert es sich intensiver als

der Kern, läßt aber meist keine feinere Struktur erkennen, obgleich eine solche vorhanden ist. An Jodalkoholpräparaten, die mit saurem Hämatoxylin gefärbt waren, trat ein wabiger Bau des Pyrenoids mit körnigen Einlagerungen deutlich hervor (Fig. 7P).

Der das Pyrenoid umgebende Amylumherd ließ sich durch Jodjodkalium bräunlich blau färben, bei Zusatz von Schwefelsäure trat er als rein blaugefärbter, bald breiterer, bald schmalerer Ring hervor, dessen einzelne Amylumkörper sehr schön deutlich werden. In dem lebenden Flagellaten sah ich ihn nur selten und nur in schwach rot gefärbten Exemplaren. Besonders einmal war er schon in der lebenden Zoospore ebenso gut zu sehen und so stark entwickelt wie an dem in Fig. 7 abgebildeten Hämatoxylinpräparat. Dasselbe stimmt übrigens, wie ich eben bei der Niederschrift bemerke, genau mit der Abbildung des Amylumherdes der *Hyalotheca mucosa* von SCHMITZ (82, Fig. 28<sub>a</sub>) überein, die gleichfalls einem Hämatoxylinpräparat entnommen ist. Eine besondere Struktur der Grundsubstanz des Chromatophors ließ sich nicht deutlich erkennen.

Neben den durch Hämatochrom gefärbten Zoosporen der *Dunaliella* findet man eine große Anzahl wesentlich kleinerer grüner Individuen, die auch JOLY und TEODORESCO beschreiben und für Jugendformen der roten halten. Ich gelangte ebenfalls zu dieser Ansicht, welche noch dadurch bestätigt wurde, daß ich einige Male bemerkte, wie die Bildung von rotem Farbstoff in den grünen Individuen begann.

Völlig unklar aber bleibt dann vorerst, wie diese grünen Schwärmer entstehen. Selbst wenn sie sich, wie TEODORESCO angibt, schon im grünen Zustande teilen, so müssen sie doch einmal aus der roten Generation ihren Ursprung genommen haben, und dafür gibt es bisher gar keinen Anhalt. Ich komme hierauf noch später bei Schilderung der Fortpflanzung zu sprechen.

Hier möchte ich noch erwähnen, daß ich neben den eiförmigen grünen Zoosporen (Fig. 16) noch solche von ganz schlanker Gestalt fand (Fig. 17), die ihnen an Zahl durchaus nicht nachstanden. Bei diesen beiden Formen fand ich stets einen, häufig sogar zwei Augenflecke (Fig. 16 u. 17 r. A.); diese sind stäbchenförmig und treten deutlich über die Oberfläche hervor. Bei den roten, oben genauer beschriebenen Individuen konnte ich nie einen Augenfleck bemerken.

### Fortpflanzung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der *Dunaliella* geschieht durch Längsteilung im beweglichen Zustande und scheint in zwei

voneinander verschiedenen Modifikationen vor sich zu gehen. Das Ergebnis derjenigen Teilungsart, welche ich oftmals im Leben verfolgen konnte (während ich die zweite nur selten sah), ist, daß zwei Zoosporen entstehen, welche schon vor ihrer Trennung mit je zwei vollentwickelten Geißeln versehen sind. Ich habe die von mir unter dem Mikroskop beobachteten successiven Stadien in Textfig. 3, 4 u. 5 dargestellt. Die Vorderenden beider Tiere entfernen sich zuerst voneinander, dann schreitet jedoch die Durchschnürung mehr von hinten nach vorn fort und endlich verbindet nur noch eine kleine mittlere Plasmabrücke, in der man bis zuletzt noch einige rote

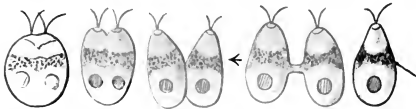


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.  
Successive Stadien der Teilung (nach dem Leben). Die Geißeln sind der Rannersparnis wegen nicht angezeichnet. Sie sind stets länger als der Körper.

Farbtröpfchen umherirren sieht, die beiden Teilsproßlinge. Diese liegen schon im Stadium der Fig. 3 nicht parallel zueinander, sondern so, daß sie sich bei seitlicher Betrachtung (in der Richtung des Pfeils) kreuzen. Bei der Trennung reißt der Verbindungsstrang dicht an der einen Zoospore und wird von der andern noch einige Zeit herumgetragen, bis er auf eine von mir nicht beobachtete Weise verschwindet. Das Stadium der Textfig. 2, welches ich bei anderer Gelegenheit fand, dürfte wohl ein früheres einer solchen Teilung darstellen.

Ferner verfolgte ich in einem Falle die Teilung einer Zoospore, welche nur schwach rot gefärbt war. Am Ende der Teilung hatte der eine Sproßling eine lange und eine ganz kurze Geißel, der andere hingegen nur eine kurze, während ich ein anderes Mal zwei sich eben trennende Zoosporen mit je einer Geißel fand.

Nach meinen Beobachtungen hatte ich den Eindruck, als sei der erst geschilderte Verlauf der Teilung der normale, und es lag daher nahe, Stadien, wie das der Textfig. 1, die ich lebend häufig fand, deren Weiterentwicklung ich jedoch trotz längerer Beobachtung nie verfolgen konnte, für den ersten Anfang einer solchen Teilung zu halten.

Auch die Betrachtung gefärbter Präparate (Fig. 10–13) kann

diese Anschauung nur unterstützen, da dieselben sich ohne Schwierigkeit als aufeinanderfolgende Stadien einer solchen Teilung deuten lassen. Leider waren die Präparate nach der Behandlung mit Eisenhämatoxylin nicht genügend differenziert und es war daher nicht möglich, etwas Näheres über die Struktur des Kerns zu erfahren.

Als ich die Präparate nachträglich nochmals entfärben wollte, lösten sich beim Entfernen des Deckglases leider die Zoosporen mit ab und ließen sich daher nicht nochmals differenzieren.

Das früheste Stadium der Teilung (Fig. 10) zeigt einen quergestreckten Kern und quergestrecktes Pyrenoid in dem noch ungeteilten Chromatophor und hat nur ein paar Geißeln.

Im zweiten Stadium (Fig. 11 u. 12) sind Pyrenoide und Chromatophoren schon fertig geteilt. Die Geißeln sind in Vierzahl vorhanden und dementsprechend auch zwei Basalkörper und zwei Verbindungsstücke; der Kern ist noch einheitlich, ob in seinem Innern schon Vorbereitungen zur Teilung stattfinden, konnte ich, wie gesagt, leider nicht feststellen. Fig. 13 zeigt den weiteren Fortschritt, daß schon zwei beinahe fertig geteilte Kerne sichtbar sind.

Nach den Beobachtungen von TEODORESCO soll der von mir für den normalen gehaltenen Verlauf der Teilung nur sehr selten eintreten, während gewöhnlich die sich trennenden Zoosporen nur eine, bzw. nur eine normal lange und eine zweite, sich eben nebildende Geißel besitzen.

Das Stadium meiner Textfig. 1 mit vier Geißeln wäre dagegen nach TEODORESCO eine Kopulation, wofür ich es zuerst auch gehalten hatte, da ich, wie schon erwähnt, nie einen Fortschritt der Teilung an ihm beobachten konnte. Da aber andererseits auch TEODORESCO keinen Fortschritt der Kopulation daran verfolgen konnte, obgleich er es tagelang beobachtete, so muß hier sehr wahrscheinlich eine Hemmung in der Entwicklung vorliegen, die wohl kaum als normal anzusehen ist.

Für die Beobachtungen über Kopulation verweise ich auf die Arbeit von TEODORESCO. Es gelang ihm nur einmal, dieselbe in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen, und dies genügt nicht, um ein abschließendes Urteil darüber zu fällen, da bei der *Dunaliella* eine große Mannigfaltigkeit in der Art der Verschmelzung der Gameten sowie der Teilung der Zoosporen zu existieren scheint, was die Beurteilung sehr erschwert. Die in Textfig. 6 dargestellte Form mit zwei deutlich abgesetzten Kappen, an denen die Geißeln inserieren, beobachtete ich über eine Stunde, ohne irgend welche Veränderung daran zu bemerken. Sie drehte sich meist um die

durch den Strich angedeutete mittlere Achse, das Pyrenoid erschien quergestreckt. Einen ähnlichen Zustand, jedoch nur mit je einer Geißel an den hellen Vorderenden, zeigte auch weder die Neigung sich weiter zu teilen noch zu verschmelzen.



Fig. 6.



Fig. 7.

Die Geißeln sind nicht ausgezeichnet; sie sind länger als der Körper.

Höchst merkwürdig war der Anblick des in Textfig. 7 abgebildeten Exemplars, welches ich erst im Leben längere Zeit beobachtete. Bei schwächerer Vergrößerung wurde ich auf die beiden hellen Pole aufmerksam, da man gewöhnt ist, nur einen solchen zu sehen. Bei der Betrachtung mit der homog. Immers. 2 mm stellte es sich heraus, daß an jedem Pole nicht zwei, sondern vier Geißeln und zwar in Gruppen zu je zwei entsprangen. Zu Beginn der Beobachtung waren die Pole nach außen gewölbt, während später deutlich eine kleine Einsenkung zwischen den beiden Geißelgruppen jedes Pols sichtbar wurde. Doch kann vielleicht eine Veränderung der Lage diese Einsenkung später nur deutlicher sichtbar gemacht haben. Die beiden Pyrenoide erschienen quer verlängert, doch lagen sie, wie ich glaube, nicht so dicht zusammen, wie es die Figur ergibt. Es ließ sich das nicht mit voller Bestimmtheit entscheiden.

Nach etwa  $\frac{1}{2}$  stündiger Beobachtung war das Wasser unter dem Deckglase stark verdunstet und der Organismus rundete sich unter dem starken Drucke des Deckglases ab. Ich suchte ihn durch Hinzufügen von etwas Wasser zu retten, was auch für kurze Zeit gelang; bald aber wurde in der nun wohl zu stark verdünnten Flüssigkeit der Druck im Innern des Körpers zu stark, und ich hatte nur gerade Zeit, etwas Sublimatessigsäure unter das Deckglas zu spritzen, um ihn vor völligem Zerfließen zu schützen und seine innere Organisation studieren zu können.

Das nach HEIDENHAIN gefärbte Präparat ist in Textfig. 7 abgebildet. Protoplasma, Chromatophoren und Pyrenoide waren schon

arg geschädigt und die in letzteren sichtbare Struktur ist unzweifelhaft ein Kunstprodukt; auch waren die beiden Pyrenoide im Leben kaum so dicht beieinander, sie sind vielmehr durch den Druck ineinander geflossen. Sehr bemerkenswert scheint mir, daß dieses merkwürdige Stadium der *Dunaliella* mit vier Kernen ausgestattet war, die sich ebenso wie die Basalkörper der Geißeln recht gut gefärbt hatten. Die Geißeln waren durch die Präparation sehr verstümmelt; im Leben hatten sie die normale Länge. Eine Deutung dieses Zustandes ist recht schwer.

TEODORESCO bildet ein von ihm als Kopulationszustand gedeutetes Stadium ab, welches dem meinigen entspricht, jedoch an jedem Pol nur ein Paar Geißeln aufweist und vermutlich auch nur je einen Kern, was am lebenden Objekt natürlich nicht nachzuweisen war. Gehen wir von diesem Stadium aus, so könnte man annehmen, daß die Kopulation nicht weiter fortschreiten konnte und beide Gameten nun gemeinsam in Teilung traten; oder sollten zwei in Teilung begriffene Individuen sich in Kopulation befinden? In jedem Falle wäre es von großem Interesse zu erfahren, was sich aus einem derartigen Zustande weiter entwickelt.

Ein Abwerfen der Geißeln und das Eintreten eines Ruhestadiums nach der Kopulation konnte TEODORESCO nicht beobachten und hält es nicht für unwahrscheinlich, daß ein solches unter günstigen Lebensbedingungen überhaupt nicht auftritt. Nach dem relativ sehr geringen Material, welches mir zur Verfügung stand, kann ich darüber kein Urteil fällen. Auch ich fand in der ersten, im Januar übersandten Probe nie ein Ruhestadium. Die zweite Probe, welche Mitte Februar eintraf, euthielt hingegen bei ihrer Ankunft nur encystierte Exemplare von *Dunaliella* (außer vielen anderen toten Organismen, abgestorbenen Pflanzenteilen, Pollen von Gymnospermen und Detritus verschiedener Art).

In dem beigelegten Schreiben teilt Herr Prof. GIGLIO-TOS über die gesandten Flagellaten folgendes mit: „Buona parte d'essi sono incistidati, altri sono rotondi ma immobili, pocchissimi presentano la forma ovoide con i due flagelli e questi son mobili, ma in ogni caso con movimenti relativamente lenti.“ Dies zeigt deutlich, daß auch bei der Absendung die Lebensbedingungen der *Dunaliella* schon sehr ungünstige gewesen sein müssen; auf der langen Reise wurden dieselben noch schlechter und veranlaßten die Encystierung auch der bei der Absendung noch beweglichen Formen.

Diese Cysten stellen also wohl sehr wahrscheinlich ein vegetatives Ruhestadium (Aplanospore, s. WILLE 1903) dar, wie solche



von einigen *Chlamydomonas*-arten, *Eudorina* und *Gonium* bekannt sind.

Die *Aplanosporen* der *Dunaliella* (Fig. 14) sind kuglig. Ihre dicke äußere Hülle ist ziemlich dicht mit kleinen runden Höckern versehen. In der noch mit Inhalt versehenen *Aplanospore* erscheint die Hülle, ebenso wie der Inhalt rot gefärbt. Das Innere ist von fettartigen Tropfen und kleinen und größeren Körnchen erfüllt.

Eine weitere Untersuchung des Inhalts stößt auf Schwierigkeiten, da es mir nur an sehr wenigen Exemplaren gelang, den Farbstoff zu extrahieren, obgleich ich die *Aplanosporen* 48 Stunden in einer Mischung von Alkohol und Äther bei einer Temperatur von über 30° im Wärmeschrank beließ. Die Färbung des Inhalts mißlang bisher vollständig.

Neben diesen roten *Aplanosporen* fanden sich in der gleichen Kultur leere, von ihrem Inhalt verlassene vor, die nun, da der in der Membran enthaltene Farbstoff an diesen abgestorbenen Hüllen sich entfärbt hatte, die Skulptur der Oberfläche besonders schön zeigten (Fig. 15). Ferner sah man an solchen Hüllen sehr deutlich, daß der Inhalt durch einen Schlitz ausgetreten war.

Der Vorgang der Keimung scheint bisher nur von wenig *Volvocineen* bekannt; er wäre gerade bei *Dunaliella* von dem allergrößten Interesse. Wenn nämlich die Annahme von *TEODORESCO* richtig ist, daß die *Zygospore* ein Ruhestadium nicht durchmacht, sondern nach beendeter Kopulation gleich wieder zur Teilung schreitet, so wäre zu vermuten, daß die grünen Schwärmer möglicherweise aus der beschriebenen Cyste hervorgehen, wenn dies auch nicht sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Damit sind meine Mitteilungen über Organisation und Entwicklung von *Dunaliella salina* beendet. Ihre systematische Stellung hat schon *TEODORESCO* präzisiert und da ich darin völlig mit ihm einer Meinung bin, habe ich nichts weiteres darüber hinzuzufügen.

In den wesentlichen Punkten zeigen unsere Untersuchungen große Übereinstimmung, die um so erfreulicher ist, als die Resultate unabhängig voneinander erzielt wurden.

Die strittigen Punkte, d. h. die, welche mir als unsicher erschienen, sowie die vielerlei Lücken in der Erforschung der Fortpflanzung und der inneren Verhältnisse des Kerns gelingt es mir vielleicht später zu beseitigen, da Herr Prof. GIGLIO-TOS so gütig

war, mir neues Material zu versprechen sobald die Jahreszeit hierfür günstig ist.

Gegen Ende meiner Studien, als das Material von *Dunaliella* schon zur Neige ging, trat in meiner Kultur eine Amöbe auf, die durch ihren interessanten Bau meine Aufmerksamkeit auf sich zog. Da diese Amöbe meines Wissens mit keiner bisher beschriebenen identisch ist, so möchte ich hier eine kurze Beschreibung derselben geben.

Ihr Hauptcharakter ist, daß sie an ihrer ganzen Körperoberfläche lobose Pseudopodien von meist breiter, kurzer Gestalt bildet, während am hinteren Ende stets fadenförmige Pseudopodien entspringen, welche zuweilen sehr zart und dünn sind und von dem sich scharf gegen den übrigen Körper absetzenden Hinterende in größerer Zahl strahlenförmig ausgehen (Fig. 19—20). Manchmal aber entwickeln sie sich kräftiger und treten dann in geringerer Zahl auf (Fig. 21). Dasselbe Individuum zeigt zeitweilig die eine, zeitweilig die andere Art der fadenförmigen Pseudopodien. Beide Formen der feinen Pseudopodien sind relativ lang und übertreffen sogar zuweilen den Körper der Amöbe an Länge. In einem Falle ergab die Messung, daß der Amöbenkörper  $10\ \mu$ , die Pseudopodien ca.  $14\ \mu$  lang waren.

Körnchenströmung, wie überhaupt das Vorhandensein von Körnchen in den Pseudopodien habe ich nie bemerken können; letztere sind äußerst zart und blaß und nur bei guter Abblendung sichtbar.

Die lobosen Pseudopodien sind, wie schon erwähnt, kurz und stumpf, häufig beinahe kuglig. An ihrer Bildung beteiligt sich im wesentlichen nur hyalines Plasma, welches sonst am Amöbenkörper nicht von dem dunkleren Innenplasma gesondert ist, vielmehr erst bei der Bildung der Pseudopodien hervortritt.

Die Gestalt der Amöbe ist sehr veränderlich und die Mannigfaltigkeit ihrer Formen so groß, daß es schwer fällt, charakteristische Stadien zur Abbildung zu wählen. Zuweilen ist der Körper einfach länglich gestreckt und nur durch die Pseudopodien des Hinterendes von *Amoeba limax* zu unterscheiden; sobald aber die Bewegungen lebhaft werden, treten an verschiedenen Stellen Pseudopodien hervor, bis schließlich Formen von so großer Komplikation entstehen, daß es fast unmöglich wird sie abzubilden.

Während die lobosen Pseudopodien der Lokomotion der Amöbe

dienen, scheint sie sich mit den fadenförmigen gewissermaßen zu verankern, sie aber außerdem noch zur Nahrungsaufnahme zu verwenden. Letzteres habe ich nicht direkt beobachtet, schließe es aber daraus, daß ich wiederholt eines oder das andere der Pseudopodien pendelnde Bewegungen ausführen sah; auch konnte ich gleichzeitig öfters kleine Bakterien zwischen ihnen erblicken.

BÜTSCHLI (80—82 S. 118) erwähnt, daß nach DUNCAN und LEIDY die Amöben vorzugsweise mit dem Hinterende die Nahrung annehmen. Ferner beobachtete SCHAUDINN (94) bei *Camptonema nutans* pendelnde Bewegungen der Pseudopodien und damit verbundene Nahrungsaufnahme. BÜTSCHLI hatte zuerst (1878) derartige Bewegungen der Pseudopodien bei *Amoeba radiosa* beschrieben. Alle diese Angaben stimmen mit meinen Beobachtungen gut überein.

Das Körperplasma der Amöbe ist bläulich, meist ohne körnige Einschlüsse, nur mit wenigen Nahrungsvakuolen in seinem Innern.

Kontraktile Vakuolen fehlen ganz. Der in der Einzahl vorhandene Kern ist im Leben nicht sichtbar.

Bei der Fixierung rundet sich der Amöbenkörper sehr stark ab; nur selten bleiben einige Pseudopodien sichtbar (Fig. 18). Eine Struktur des Plasmas wurde an meinen Präparaten nicht sehr deutlich; sie scheint äußerst zart zu sein.

Der Kern tritt jetzt sehr deutlich hervor; er ist von bläschenförmiger Gestalt mit zentral gelegenen Binnenkörper, der von einer radiär angeordneten Wabenreihe der achromatischen Substanz umgeben ist.

Neben den Amöben fanden sich in meinen Präparaten stets kleine, sehr charakteristisch gestaltete Gebilde, welche ich für encystierte Amöben halte. Sie sind von spindelförmiger Gestalt mit warzenartigen Verdickungen an den Polen (Fig. 22) und haben daher eine gewisse Ähnlichkeit mit Pseudonavicellen von Gregarinen. Im Leben erscheinen sie bläulich durchsichtig, sehr ähnlich der freien Amöbe. Der Kern ist hier schon im Leben als helles Bläschen sichtbar. In der lebenden Cyste kann man ein bis mehrere Bläschen erkennen; an den fixierten und gefärbten Präparaten konnte ich jedoch mit Sicherheit bisher nur solche mit einem Kern finden, so daß ich über die im Leben anscheinend mehrkernigen noch etwas im Zweifel bin. Der Kern ist relativ groß und von gleichem Bau wie der der Amöbe, nur konnte ich an der achromatischen Substanz keine Struktur erkennen. Die Cyste ist von zwei Hüllen umgeben, von denen die äußere sich mit Eisenhämatoxylin lebhaft färbt, während die innere ungefärbt bleibt,

Ihre Länge beträgt  $4:6\mu$ . Ein Keimen der Cyste habe ich nie bemerkt, so daß also ihre Zugehörigkeit zur Amöbe noch nicht ganz sicher gestellt, wohl aber sehr wahrscheinlich ist.

Eine kurze Zusammenfassung würde ergeben, daß die von mir in dem Wasser der Saline von Cagliari gefundene Amöbe sich folgendermaßen charakterisieren läßt:

Körper langgestreckt, von kurzen lobosen Pseudopodien umgeben; am Hinterende fadenförmige Pseudopodien, welche nuttierende Bewegungen ausführen können. Körperplasma nicht in Ento- und Ektoplasma gesondert, blänlich von zarter Struktur, ohne gröbere Einschlüsse. Vakuolen nicht immer sichtbar; kontraktile Vakuole nicht vorhanden. Kern in Einzahl von bläschenförmigem Bau central gelagert, im Leben unsichtbar. Cyste (?) von pseudonavicellen-ähnlicher Gestalt.

Ihren Platz im System findet die Amöbe meiner Ansicht nach in der Gattung *Amoeba* selbst und ich möchte sie *Amoeba salina* benennen.

Heidelberg, März 1905.

### Literaturverzeichnis.

- 88 BLANCHARD, R.: Note préliminaire sur *Monas Dunalii*, flagellé, qui cause la rubéfaction des marais salants. Bull. de la soc. Zool. de France XIII p. 153.
- 91 —: Resultats d'une excursion zoologique en Algérie. Mém. de la soc. zool. de France IV 1891.
- 78 BÜTSCHLI, O.: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30 1878.
- 80—82 —: BRONN's Klassen und Ordnungen. Abt. 1a. Sarcodina. Heidelberg und Leipzig 1880—82.
- 83—87 —: BRONN's Klassen und Ordnungen. Abt. 1b. Mastigophora. Leipzig und Heidelberg 1883—87.
- 92 —: Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
- 00 BUIJOR, P.: Contributions à la faune des lacs salés de Roumaine. Ann. sc. de l'University de Jassy V. I 1900.
- 97 BUTSCHINSKY, P.: Die Protozoenfauna der Salzseelimane bei Odessa. Zool. Anz. Bd. XX.
- 65 COHN, F.: *Chlamydomonas marina* Cohn. Hedwigia Bd. 4 Dresden 1865.
- 95 DILL, O.: Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38 1895.
- 38 DUNAL, F.: Extrait d'un mémoire sur les Algues qui colorent en rouge certains eaux des marais salants méditerranéens. Ann. sc. nat. 2 Ser. Tom. 9 Bot. Paris 1838.

- 94 FISCHER, A.: Über die Geißeln einiger Flagellaten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. XXVI 1894.
- 99 FLORENTIN, R.: Faune des mares salées de Lorraine. Nancy 1899.
- 72 GELEZNOW, N.: Über die Ursache der Färbung des Salzwassers im See Sak in der Krim. *Bull. de l'académie imp. des sciences de St. Petersburg* T. 17 1872.
- 90—91 GOROSCHANKIN: Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden I. II. Moskau 1890—91.
- 40 JOLY: Histoire d'un petit crustacé (*Artemia salina*) auquel on a faussement attribué la coloration en rouge des marais salants méditerranéens, suivie de recherches sur la cause réelle de cette coloration. *Ann. sc. nat.* 2 Sér. Zoologie Bd. 13 Paris 1840.
- 98 KUTSCHER, F.: Beiträge zur Kenntnis der *Euglena sanguinea*. Hoppe-Seyler. *Zeitschr. f. physiol. Chemie* Bd. 24 1898.
- 46 MONTAGNE, C.: Note sur un nouveau fait de coloration des eaux de la mer. *Ann. sc. nat.* 3 Sér. T. 6 Bot.
- 02 PENARD, E.: Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genève 1902.
- 99 PLENER, H.: Verbindung zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten. *Verh. d. naturh. med. Ver. Heidelberg* N. F. Bd. VI 1899.
- 01 PAOWAZEK, S.: Kernteilung und Vermehrung bei *Polytoma*. *Östr. bot. Zeitung* Jahrg. 1901.
- 93 SCHEWIAKOFF, W.: Über die Natur der sogenannten Exkretkörner der Infusorien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 57 1898.
- 94 SCHAUDIN, F.: *Camptonema nutans* nov. gen., nov. spec., ein neuer mariner Rhizopode. *Sitz-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss.* Berlin 1894.
- 82 SCHMITZ, FR.: Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.
- 02 SCHNÖDER, B.: Untersuchungen über Gallerthbildungen der Algen. *Verh. d. nat. med. Ver. Heidelberg* N. F. Bd. VII 1902.
- 05 TEODORESCO, E. C.: Organisation et développement du *Dunaliella*, nouveau genre de Volvocacée-Polyblepharidée. *Beih. z. Bot. Centralbl.* Bd. XVIII 1905.
- 39 TURPIN: Quelques observations nouvelles sur les *Protococcus*, qui colorent en rouge les eaux des marais salans. *Comp. Rend.* 1839.
- 97 WILLE, N.: Volvocaceae. *Nat. Pfl. Fam. Engler-Prantl* T. 1 Abt. II Leipzig 1897.
- 03 —: Algologische Notizen IX—XIV. *Nyt magasin for. naturv. Cristiania* 1903.
- 63 WITTICH: Über den Farbstoff der *Euglena sanguinea*. *Virchow's Arch. f. path. Anat.* Bd. 27 1863.

### Figurenerklärung.

#### Tafel VI.

#### Allgemeine Bezeichnungen.

A Amylumherd.	H Gallerthülle
Al Alveolaraum	K Körnchen (? Exkretkörnchen)
r. A roter Augenfleck	M protoplasmatisches Maschenwerk, dem die Körnchen (K) eingelagert sind
B Basalkörper	P Pyrenoid
C Chromatophor	V Verbindungsstück.
E Endstück	
F Verh. Faden zwischen Kern und Geißelbasis	

Fig. 1—17. *Dnnaliella salina*.

Fig. 1. Lebendes Exemplar.

Fig. 2. Desgl. in Tuschelösung, um die Gallerte zu zeigen.

Fig. 3. Farbstoffkristalle.

Fig. 4. Mit LÖFFLER'scher Geißelbeize behandeltes Exemplar. Vergr. 1000.

Fig. 5. Geißelenden mit Endstück bei gleicher Behandlung wie Fig. 4.

Fig. 6. Fix.: Osmiumdämpfe (kurz), Sublimatalkohol. Färbung: Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Vergr. 2250.

Fig. 7. Fix.: Jodalkohol. Färbung: angesäuertes DELAFIELD'sches Hämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 8. Körnchen (? Exkretkörnchen) (siehe auch Fig. 9). Geißeln nicht eingezeichnet.

Fig. 9. Fix.: Jodalkohol. Färbung: DELAFIELD'sches Hämatoxylin kurz gefärbt (nur die den Kern umgebenden Körnchen sind ausgeführt). Vergr. 1500.

Fig. 10—13. Anfangsstadien der Teilung (?), die Geißeln sind nur in Fig. 11 angedeutet, waren aber bei allen vier Stadien gleich lang. Vergr. 2250.

Fig. 14. Aplanospore mit Inhalt. Vergr. 1000.

Fig. 15. Entleerte Aplanospore.

Fig. 16—17. Grüne Zoosporen.

Fig. 18—22. *Amoeba salina*.

Fig. 18. Fix.: Sublimatalkohol. Färbung: HEIDENHAIN'sches Hämatoxylin und Säurefuchsin.

Fig. 19—21. Lebende Amöben.

Fig. 22. Cyste.

## Protozoen-Literatur

1904. IV. Teil\*) und  
1905. I. Teil. \*)

[Zusammengestellt vom Herausgeber.]

### Allgemeines.

- ALBERT, H.: Insects; the role they play in the transmission of disease. in: New York Med. Journ. v. 81 1905 p. 220—225.
- BARRATT, J. O. W.: Der Einfluß der Konzentration auf die Chemotaxis. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. v. 5 H. 1 1905 p. 73—94.
- : Die Kohlensäureproduktion von *Paramecium aurelia*. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. v. 5 H. 1 1905 p. 66—72.
- : Die Addition von Säuren und Alkalien durch lebendes Protoplasma. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. v. 5 H. 1 1905 p. 10—33.
- CALKINS, G. N.: Studies on the life history of Protozoa. IV. Death of the A series. Conclusions. in: Journ. of experim. Zool. v. 1 1904 p. 423—459 3 Taf.
- CARLQVIST, O.: Der Galvanotropismus und die innere Kataphorese. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. v. 5 H. 1 1905 p. 123—130.
- CASTELLANI, A.: Observations on some protozoa found in human faeces. in: Centralbl. f. Bakter. Aht. I (Orig.) v. 38 H. 1 1905 p. 66—69 5 Textfig. (1 Infusor, 1 Amöbe.)
- CHAMBERLAIN, C. J.: Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. in: Botan. Gaz. v. 39 Nr. 2 1905 p. 137—144.
- COHEN, A. & W. BARRATT: Über Galvanotaxis vom Standpunkte der physikalischen Chemie. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. v. 5 H. 1 1905 p. 1—9.

---

\*) I. Teil cf. diese Zeitschrift v. 4 1904 p. 391—400.

II. " " " " v. 5 1904 p. 267—270.

III. " " " " v. 5 1905 p. 370—385.

- DACHUNKOWSKY, E. & S. LUHS: Apparat zum sterilen Blutentnehmen zwecks Untersuchungen. in: *Centralbl. f. Bakteriöl. Abt. I. (Orig.)* v. 38 Nr. 3 1905 p. 367—368 1 Textfig.
- FISCHEE, M. H. & W. OSTWALD: Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung. in: *Arch. f. Physiol.* v. 106 H. 6/7 1905 p. 229—266.
- GUIART, J.: Action pathogène des parasites de l'intestin. in: *Arch. d. Parasit.* v. 9 Nr. 2 1905 p. 175—186. [Amöben, Infusorien.]
- GUILLIERMOND, A.: La Morphologie et la cytologie des Levures. in: *Bull. Inst. Pasteur* v. 3 Nr. 5/6 1905. [Zusammenfassende Übersicht.]
- : Sur le nombre des chromosomes chez les ascomycètes. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 58 Nr. 6 1905 p. 273—275.
- HAEDICKE, J.: Die Leukocyten als Parasiten der Wirbeltiere; ein Beitrag zur wissenschaftlichen Weltanschauung. Landsberg a. W. (Schäffer & Co.) 1905 8° 166 S.
- HERTEL, E.: Über physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge. in: *Zeitschr. f. allg. Physiol.* v. 5 H. 1 1905 p. 95—122.
- HERTWIG, O.: Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre. Jena (Fischer) 1905 8° 30 p. 4 Textfig.
- JENNINGS, H. S.: Contributions to the study of the behavior of lower organisms. Washington 1904 8° (Carnegie Instit.) 256 p.
- KÖHLER, A.: Mikrophotographische Untersuchungen mit ultraviolettem Licht. in: *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.* v. 21 1904 p. 129, 304 6 Taf.
- KOHL, F. G.: Der neue LEITZ'sche mikrophotographische Apparat. in: *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.* v. 21 1904 p. 305—313.
- LOEB, J.: Studies in general Physiology. Chicago 1905 8° (Univ. Press Chicago) 2 v.
- LOEWENTHAL, W.: Tierversuche mit Plasmodiophora brassicae und Synchronium taxaci nebst Beiträgen zur Kenntnis des letzteren. in: *Zeitschr. f. Krebsforsch.* v. 3 H. 1 1905 p. 46—60 Taf. II.
- LYON, E. P.: On Jensen's theory of geotropism in paramecium. in: *Proc. Amer. Physiol. Soc. Boston* 1904/05 p. 15.
- MALASSEZ, L.: Sur la notation des objectifs microscopiques. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 57 1904 p. 545—548.
- MASSART, J.: Considérations théoriques sur l'origine polyphylétique des modes d'alimentation, de la sexualité et de la mortalité chez les organismes inférieurs. in: *Ann. Soc. roy. sci. méd. et nat. de Bruxelles* v. 13 fasc. 3 1904 p. 1—47 1 Taf.
- MCWEENY, E. J.: On the Relation of the Parasitic Protozoa to each other and to Human Disease. in: *Lancet* Nr. 4256 1905 v. 1 Nr. 12 p. 783—787.
- MEUNIL, F.: Chromidies et questions connexes. in: *Bull. Inst. Pasteur* v. 3 Nr. 8 1905 p. 313—322.
- RZENTKOWSKI, K. v.: Eine neue Methode der Fixierung von Blut-, cytologischen und anderen Präparaten. in: *Berl. klin. Wochenschr.* Jahrg. 42 Nr. 10 1905 p. 279—280.
- SMITH, T.: Some problems in the life history of pathogenic microorganisms. in: *Science, New York & Lancaster u. s.* v. 20 1904 p. 817—832.
- STEMPEL, W.: Vegetatives Leben und Geschlechtsakt. in: *Mitteil. naturw. Ver. Greifswald* Jahrg. 36 1905 10 S. [Separatabdruck.]



- ZIEMANN, H.: Beitrag zur Verbreitung der blutsaugenden Tiere in West-Afrika. in: Arch. f. Schiff- u. Tropenhyg. v. 9 H. 3 1905 p. 114—119. [Piroplasmose, Malaria, Trypanosomiasis.]
- ZUEHLER, M.: Über die Einwirkung der Radiumstrahlen auf Protozoen. in: Arch. f. Protistenk. v. 5 H. 3 1905 p. 358—369 2 Textfig.

## I. Kl.: *Sarcodina*.

### I. Subkl.: *Rhizopoda*.

[Hierbei Literatur über Amöben-Dysenterie.]

- ALBU: Ein Fall von einheimischer Amöbendysenterie. [Vortrag im Verein f. innere Medizin zu Berlin.] Ref. in: Berl. klin. Wochenschr. Jahrg. 42 Nr. 1 1905 p. 20.
- BERTARELLI: Le Amebe e la Dissenteria amebica. in: Riv. d'igien. e San. pubbl. Ann. 16 Nr. 7 1905 p. 193—198.
- CASTELLANI, A. [Amöbe]: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- CRAIG, C. F.: The etiology and pathology of amoebic infection of the intestine and liver. in: Internat. Clin. Philadelphia 14. ser. v. 4 1905 p. 242—298 1 Taf.
- DOPTER, C.: Transmissibilité de la dysenterie amibienne en France; importance de l'examen bactériologique dans tout cas de dysenterie. in: Presse méd. v. 2 1904 p. 705—707.
- FAURÉ-FREMIET, E.: Sur l'organisation du *Cochliopodium pellucidum* (HERTWIG et LESSER). in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 11 1905 p. 497—498.
- GULART, J.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- JENNINGS, H. S.: The movements and Reactions of *Amoeba*. in: Biol. Centralbl. v. 25 Nr. 3 1905 p. 92—95 2 Textfig.
- LESAGE, A.: Culture de l'amibe de la dysenterie des pays chauds. in: Ann. Inst. Pasteur v. 19 1905 p. 9—16 2 Taf.
- : Culture de l'amibe de la dysenterie des pays chauds. in: Ann. de l'Inst. Pasteur v. 18 1905 Nr. 1 p. 8—16 2 Taf.
- VON LEYDEN & LOEWENTHAL: Demonstration der *Entamoeba buccalis*. [Gesellsch. d. Charité-Ärzte.] Ref. in: Berl. klin. Wochenschr. Jahrg. 42 Nr. 7 1905 p. 187.
- MUSGRAVE, W. E.: Treatment of intestinal amebiasis (amebic dysentery) in the tropics. in: Bureau of govern. labor., Biologic. labor. Nr. 18 Manila 1904 Part II p. 91—117.
- MUSGRAVE, W. E. & T. CLEGG: Amebas: their cultivation and etiologic significance. in: Bureau of govern. labor., Biologic. labor. Nr. 18 Manila 1904 Part I 85 p. 32 Fig., auch unter gleichem Titel separat 8<sup>e</sup> 117 p. 16 Taf. Manila 1904 Preis 5 M.
- RIBBERT: Über protozoenartige Zellen in der Niere eines syphilitischen Neugeborenen und in der Parotis von Kindern. in: Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. v. 15 1904 p. 945—948.
- SCHLUMBERGER, CH.: Note sur le genre *Choffatella* n. g. in: Bull. Soc. géol. de France 4. sér. v. 4 1904 p. 763—764 Taf. 18.
- SCHOUTEDEN, H.: Notes sur quelques Amibes et Choanoflagellates. in: Arch. f. Protistenk. v. 5 H. 3 1905 p. 322—338 12 Textfig.

TIETZE, A.: Ein Protozoenbefund in einer erkrankten Parotis. in: Mitteil. a. d. Grenzgebieten d. Med. u. Chir. v. 14 H. 3 1905 p. 302—310 1 Taf.

## II. Subkl.: *Heliozoa*.

### III. Subkl.: *Radiolaria*.

POPOFSKY, A.: Weiteres über die Acanthometriden der Plankton-Expedition. in: Arch. f. Protistenk. v. 5 H. 3 1905 p. 339—357 Taf. 14—15.

## II. Kl.: *Mastigophora*.

### I. Subkl.: *Euglenozoa*.

[Hierbei die Literatur über Trypanosomen-Krankheiten.]

AMERLINCK, J.: La maladie du sommeil. in: Belgique méd. v. 12 1905 p. 15—18.  
BALFOUR, A.: Trypanosomiasis in the Anglo-Egyptian Soudan. in: Brit. med. Journ. 1904 v. 2 p. 1455.

BASTIAN, H. C.: On the origin of flagellate monads and of fungus-germs from minute masses of zoogloea. in: Nature v. 71 1904, 05 p. 77—81.

BATTAGLIA, M.: Alcune ricerche sopra due tripanosomi (*Trypanosoma vespertilionis*, Tr. Lewis). in: Ann. di med. nav. Roma v. 10 1904 p. 517—523.

BRACER, A.: Über eine Methode zur Aufzucht surraffester Tiere in tropischen Ländern. in: Berl. tierärztl. Wochenschr. 1904 p. 731—736.

BRODEN, A.: Les Trypanosomes des Grenouilles. in: Arch. f. Schiff- u. Tropenhyg. v. 9 1905 p. 18—20 1 Taf.

—: Un nouveau cas de Trypanosomiasis chez l'Européen. in: Bull. Société d'Etudes Coloniales Bruxelles, Nr. de Novembre 1904, Janvier 1905. (4 Fälle in 4 Mitteilungen unter obigem Titel.)

BRUMPT, E.: Maladie du sommeil; distribution géographique, étiologie, prophylaxie. in: Arch. d. Parasit. v. 9 Nr. 2 1905 p. 205—224.

CARTAYA, J. T.: Tripanosomas y espirilos; contribucion al estudio del tripanosoma Lewis. in: Rev. de méd. trop. Habana v. 5 1904 p. 155—161.

CAZALBOU: Le Macina, foyer permanent de Trypanosomiase. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 13 1905 p. 564—565.

—: Sur l'existence du *Trypanosoma dimorphum* en Guinée française. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 9 1905 p. 395—396.

CHATTERJEE, G. C.: Notes on a few cases of trypanosomiasis in man. in: Lancet 1904 v. 2 p. 1564.

CHAVIGNY: Narcolepsie (sommeil pathologique). in: Lyon méd. v. 103 1904 p. 1073.

CHRISTY, C.: Sleeping sickness (Trypanosomiasis). in: Brit. med. Journ. 1904 Nr. 2291 p. 1456—1457.

DUTTON, J. E., TODD, J. L. & C. CHRISTY: Report of the trypanosomiasis expedition to the Congo, 1903—1904, of the Liverpool School of Tropical Medicine and Medical Parasitology. With a comparison of trypanosomes of Uganda and the Congo Free State by H. W. THOMAS and S. F. LINTON and a note on tsetse flies by E. E. AUSTEN. (Liverpool School of Tropical Medicine, Memoir XIII.) London (Williams & Norgate) 1904 4°; cf. auch in: The Thompson Yates & Johnston Labor. Report v. VI (n. ser.) Part 1 1905.

- HALBERSTAEDTER, L.: Untersuchungen bei experimentellen Trypanosomenerkrankungen. in: Centralbl. f. Bakter. Abt. I (Orig.) v. 38 H. 5 1905 p. 525—532 1 Taf.
- JOBLING, J. W., WOLLEY, P. G. & C. S. BANKS: Texas fever in the Philippine Islands and the Far East; the Australian Tick (*Boophilus australis* Fuller) in the Philippine Islands. in: Publ. Gov. Laborat. Manila 1904 21 p. 25 Taf. 4 Textfig.
- KETSEWITZ: Über flagellate Blutparasiten bei Süßwasserfischen. in: Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1904 Nr. 10 p. 283—296.
- LAVERAN, A.: Trypanosomiasis et tsé-tsé dans la Guinée française. in: C. R. Acad. Sci. Paris v. 140 Nr. 2 1905 p. 75—78.
- : Observation de Surra chez une Roussette, *Pteropus medius*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 1 1905 p. 8—9.
- : Observations au sujet de la communication de M. CAZALBOU. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 13 p. 565. [Trypanosomen.]
- : Traitement mixte des Trypanosomiasis par l'acide arsénieux et le trypanoth. in: C. R. Acad. Sci. Paris v. 140 Nr. 5 1905 p. 287—291.
- : Note pour servir à l'histoire des Trypanosomiasis du Soudan anglo-égyptien. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 6 1905 p. 292—293.
- : A propos de la communication de M. M. Édmond et Étienne Sergent. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 14 1905 p. 672.
- LAVERAN, A. & F. MESNIL: Sur le Surra et sur la différenciation des Trypanosomiasis. in: C. R. Acad. Sci. Paris v. 140 Nr. 13 1905 p. 831—836.
- LÉGER, L.: Sur la présence d'un Trypanoplasma intestinal chez les poissons. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 N. 11 1905 p. 511—513.
- LÜHR, M.: Flagellate Blutparasiten als Krankheitserreger bei Tieren und Menschen. in: Sitz.-Ber. d. Physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg Jahrg. 45 1904 S. 48—53.
- : Neue Untersuchungen über Trypanosomen und ähnliche Blutparasiten. in: Sitz.-Ber. d. Physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg Jahrg. 45 1904 S. 85—88.
- MARTINI, E.: Untersuchungen über die Tsetsekrankheit zwecks Immunisierung von Haustieren. in: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. v. 50 H. 1 1905 p. 1—96.
- McWEENEY, E. J.: Dr. SCHAUDINN's Work on Blood Parasites. in: Brit. med. Journ. Nr. 2306 1905 p. 570—571.
- MEMMO, G., MARTOGGIO, F. & C. ADANI: Infezioni protozoarie negli animali domestici in Eritrea (Piroplasmosi e Tripanosomiasi). in: Ann. d'igien. speriment. v. 15 fasc. 1 1905 p. 1—44 Taf. 1—2.
- NICOLLE, C. & C. COMTE: Faible réceptivité d'une chanve-souris pour un Trypanosome pathogène. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 6 1905 p. 245—246.
- PANISSEY, L.: Le surra du chat. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 59 Nr. 1 1905 p. 15—16.
- PETRIE, G. F.: Observations Relating to the Structure and Geographical Distribution of certain Trypanosomes. in: Journ. of Hyg. v. 5 Nr. 2 1905 p. 191—201 1 Taf.
- PLIMMER, H. G.: Note on the effects produced on Rats by the Trypanosomata of Gambia Fever and Sleeping Sickness. in: Proc. Roy. Soc. v. 74 Nr. 504 1905 p. 388—390.

- RENNES, M.: Eene bijdrage tot de studie van eene trypanosomose in Noord-Afrika. in: Geneesk. Tijdschr. v. Nederl.-Indië Deel 44 Nr. 6 1904 p. 606—626.
- RENNES: Sur les caractères de l'inoculabilité du Trypanosome du mal de Zousfana, Trypanosomiasis nord-africaine. in: Bull. et Mém. Soc. centr. méd. vétér. 1905 p. 95—100.
- ROGER, J. & GREFFULHE: Sur une Trypanosomiasis observée en Algérie. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 9 1905 p. 396—397.
- ROGERS, L.: Notes on the rôle of the horse fly in the transmission of trypanosoma infection. in: Brit. med. Journ. Nr. 2291 1904 p. 1454—1455.
- RUETE, S.: Die Schlafkrankheit im Kongogebiet. in: Globus (Braunschweig) v. 87 1905 p. 17.
- SALOMONSON, C. J.: Om Trypanosomes og Trypanosomasydome. in: Hosp.-Tid. 1904 p. 545.
- SCHMIDT, A.: Welche Gefahren bergen die Versuche von BRAUER „Über eine Methode zur Anzucht surraferster Tiere in tropischen Ländern“ bei einer allgemeinen Anwendung für die Verbreitung der Tsetsekrankheit in sich? in: Berl. tierärztl. Wochenschr. 1904 p. 767.
- SERGEANT, ED. & ÈR.: Trypanosomiasis des dromadaires de l'Afrique du Nord. in: Ann. de l'Institut. Pasteur v. 18 1905 Nr. 1 p. 17—48 Figg.
- : Sur des trypanosomes des Chanves-Souris. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 2 1905 p. 53—55 2 Textfig.
- : Hémamibes des Oiseaux et Moustiques. „Generations alternantes“ de SCHAUDINN. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 2 1905 p. 57—59.
- SMEDLEY, R. D.: The Cultivation of Trypanosomata. in: Journ. of Hyg. v. 5 Nr. 1 1905 p. 24—47 2 Taf.
- STEPHENS, J. W. W. & S. R. CHRISTOPHERS: cf. sub Haemosporidia.
- TAYLOR, W. J. & J. CARRIE: A case of trypanosomiasis. in: Brit. med. Journ. 1905 v. 1 p. 248.
- THIROUX, M.: L'infection du Padda oryzivora par le Trypanosoma paddae n'a pas de rapports avec l'infection de cet oiseau par l'Halteridium Danilewskyi. in: C. R. Acad. Sci. Paris v. 140 Nr. 2 1905 p. 109—110.
- THIROUX: Recherches morphologiques et expérimentales sur les Trypanosoma Paddae. in: Ann. Inst. Pasteur v. 19 Nr. 2 1905 p. 65—83 Taf. IV 15 Textfig.
- ZIEMANN, H.: Beitrag zur Trypanosomenfrage. in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. (Orig.) v. 38 Nr. 3 1905 p. 307—314, Nr. 4 p. 429—447.
- : cf. sub Protozoa, Allgemeines.

## II. Subkl.: *Choanoflagellata*.

SCHOUTEDEN, H.: cf. sub Rhizopoda.

## III. Subkl.: *Cystoflagellata*.

MINGAZZINI, P.: Contributo alla conoscenza dei cystoflagellati, Radiozoum lobatum n. gen., n. sp. in: Ricerche n. lab. di anat. norm. d. r. Univ. di Roma v. 10 1904 p. 97—108.

## IV. Subkl.: *Dinoflagellata*.

III. Kl.: *Sporozoa*.I. Subkl.: *Telosporidia*.I. Ordn.: *Gregarinida*.

- BRASIL, L.: La genèse des gamètes et l'anisogamie chez les Monocystis du Lombric.  
in: C. R. Acad. Sci. Paris v. 140 Nr. 11 1905 p. 735—736.  
LÖGER, L.: Un nouveau type cellulaire de Grégarine à cytoplasme métamérisé.  
in: C. R. Ac. Sci. Paris v. 140 Nr. 8 1905 p. 524—525 1 Textfig.

II. Ordn.: *Coccidiida*.III. Ordn.: *Haemosporidiida*.

[Hier die Literatur über Malaria, Piroplasmose und ähnliche Krankheiten.]

- ADER, J. R.: Mosquitoes and Malaria in Ferozepore district 1903. in: Indian Med. Gaz. v. 40 1905 p. 5—12.  
ASCOLI, V.: Successioni morbose della malaria a carico dell'apparecchio urinario e della pelle. in: Policlinico v. 12 1905 p. 22—32.  
BARES, V.: Bemerkungen über die Malaria in Rumänien und ihre Bekämpfung.  
in: România medicala Nr. 1 1905.  
BARBEZIEUX: Le Paludisme à Mong-Tseu (Yunnan). in: Ann. d'Hyg. et de Méd. colon. v. 8 1905 Nr. 1 p. 100—102.  
BATH, T. W.: Successive scientific steps establishing the mosquito as the definite host of malarial fever. in: Illinois Med. Journ. v. 6 1904 p. 638—647.  
BERTIN: Une épidémie de paludisme à Zéralda. in: Bull. méd. de l'Algérie v. 15 1904 p. 573—576.  
BILLET, A.: Aire de dispersion de l'Anopheles Chaudoyei Theob. en Algérie et en Tunisie. in: C. R. Soc. Biol. v. 58 Nr. 8 1905 p. 380—382.  
BLIN, Le Paludisme à Mayotte. in: Ann. d'Hyg. et de Méd. colon. v. 8 1905 Nr. 1 p. 161—165.  
BORDIGA, O.: L'infezione malarica ed il problema agrario nell'Italia meridionale.  
in: Atti d. r. Ist. d'incorg. di Napoli 5. ser. v. 5 Nr. 2 1904 p. 1—15.  
BOWHILL, T.: Equine Piroplasmosis or „Biliary Fever“. in: Journ. of Hyg. v. 5 Nr. 1 1905 p. 7—14 3 Taf.  
British Medical Journal, Dr. SCHAUDINN's Work on Blood Parasites. in: Brit. med. Journ. Nr. 2304 1905 p. 442.  
BUCK, G.: Om Dagslysets Indflydelse pa Forløbet af Malaria med særligt Henblik pa kininbehandlingene. in: Hosp.-Tid. 1904 p. 413.  
CARDOCCI, A.: Su alcune fasi di sviluppo dei gameti della terzana primaverile nell'uomo. in: Policlinico v. 12 1905 p. 33—36.  
CARRASOLI, A.: Alcuni casi importanti di malaria intensa. in: Arch. internaz. di med. e chir. v. 20 1904 p. 498, 513.  
CARTER, W.: The Treatment of Some Cases of Malarial Fever. in: Liverpool Medico-Chirurg. Journ. 1905 January.  
CASAORANDI, O.: Isolisi ed antolisi nella malaria degli animali e dell'uomo. in: Il Policlinico Ann. 12 fasc. 8 1905 p. 239—240.  
CASAORANDI, O. & P. BARBAGALLO: Studi sulla infezione alteridica. in: Il Policlinico Ann. 12 fasc. 8 1905 p. 238—239.

- CAUSSADE, G.: Fièvre à type intermittent observée chez deux petites filles. in: Tribune méd. Paris 2. ser. v. 36 1904 p. 710—712.
- CHRISTY, C.: The etiology of malaria. in: Lancet 1904 v. 2 p. 1750.
- COLASUONNO, S.: Contro la malaria acuta. in: Rassegna med. Bologna v. 12 Nr. 3 1904 p. 2—4.
- COMBY, J.: Traitement des fièvres intermittentes chez les enfants. in: Bull. et Mém. Soc. méd. d. hôp. d. Paris 3. ser. v. 21 1904 p. 1250—1253.
- CRESPIN, J.: Précis du paludisme. Paris (Maloine) 1905 18° 1 Taf. 20 Fig. Pr. 5 Fr.
- DALL'OLIO, O.: L'idroclorato di fenocolla nella cura delle febbri palustri. in: Rassegna med. Bologna v. 12 Nr. 9 1904 p. 3—7.
- DENMAN, R.: No Malaria in Seychelles. in: Journ. trop. Med. v. 8 Nr. 6 1905 p. 87.
- DEUTMANN: Een zeldzame complicatie bij malaria tropica (éénzijdige hypoglossusparesse dysarthrie en ataxie van den linkerarm). in: Geneesk. Tijdschr. v. Nederl.-Indië Deel 44 1904 p. 660—679.
- DONOVAN, C.: Human Piroplasmosis II. Part. in: Lancet 1905 v. 1 Nr. III p. 155—156.
- DOTY, A. H.: The Use of Sulphate of Copper Alone and in Combination with Lime for the Destruction of Mosquito Larvae, as a Desodorant, and as a Disinfectant. in: Medic. Record New York v. 67 Nr. 3 1905 p. 90—92.
- DUNHAM, J. D.: The diagnosis of malarial fever, with the report of two cases. in: Columbian Med. Journ. v. 28 1904 p. 529—532.
- EDER, M. D.: Ticks and Tick-transmitted Diseases. in: Lancet 1905 v. 1 Nr. II p. 120 (Piroplasmose).
- FAJARDO, F.: Über Malaria und Moskitos in Rio de Janeiro. in: Arch. f. Schiffsn. Tropenhyg. v. 9 H. 2 1905 p. 66—71.
- : Paludisme e mosquitos no Rio de Janeiro. in: Rev. med.-cirurg. do Brazil v. 12 1904 p. 933—939.
- FERNET: Paludisme et lymphome. in: Bull. et Mém. Soc. méd. d. hôp. de Paris 3. ser. v. 22 1905 p. 15—21.
- FERRUCCIO, B. & G. MARIO: Perniciosa tifosa; contributo allo studio del fagocitismo nell' infezione malarica. in: Gazz. d. osped. Milano v. 25 1904 p. 1378—1381.
- FIEBIG, R.: Beobachtungen über eine Epidemie der tropischen Malaria in Mostar. in: Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 52 Nr. 8 1905 p. 351—353.
- FORD, J. H.: The antitoxin treatment of tertian malarial infections. in: Med. Record New York v. 68 1904 p. 1001—1007.
- GALLENGA, P.: Contributo allo studio dei fenomeni cardiaci nella malaria. in: Gazz. d. osped. Milano v. 25 1904 p. 1467—1471.
- GALLOWAY, C.: Pernicious malarial fever. in: New Orleans Med. & Surg. Journ. v. 67 1904, 05 p. 564—570.
- GASPARINI, G. B.: Contributo alla cura delle febbri di malaria. in: Rassegna med. Bologna v. 12 Nr. 5, 6 1904 p. 1, 2.
- GAUCHER, L.: La fièvre paludéenne dans l'Est et le Sud-Ouest Oranais en 1904. in: Rev. méd. de l'Afrique du nord Alger v. 7 1904 p. 597—599.
- GILLOT, V.: L'aphasie paludéenne. in: Bull. méd. de l'Algérie v. 15 1904 p. 597—599.
- GOL CREUS, J.: Caso notable de esplenomegalia palúdica, en una niña de 3 años. in: Med. de los niños Barcelona v. 5 1904 p. 333—335.

- GRANDE, E.: Contributo allo studio clinico delle affezioni nervose da malaria. in: Med. prat. Nicastro v. 2 1904 Nr. 10 p. 1. 11 p. 5.
- GRANJUX, D.: De la prophylaxie du paludisme. in: Le Caducée 1905 (February).
- GRAY, C. E.: Inoculation against African coast fever. in: Journ. of comp. path. a. therap. v. 17 1904 p. 1455—1456.
- GRAY, J. W.: Report of a case of malarial hemoglobinuria with comments on treatment. in: Journ. Mississippi Med. Assoc. Vicksburg v. 9 1904—05 p. 313—316.
- GROS, H.: Paludisme; corps en croissants éosinophiles. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 57 1904 p. 483 cf. auch in: Caducée v. 4 1904 p. 347.
- : Essai d'organisation d'une prophylaxie méthodique du paludisme dans la vallée du Bas-Sebaou. in: Bull. méd. de l'Algérie v. 15 1904 p. 565—575.
- HACKLER, C. M.: The history and location of malarial fever. in: Texas Cour-Rec. Med. Fort Worth v. 22 Nr. 4 1904—05 p. 4—8.
- HARFORD, C. F.: Blackwater fever. in: Climate London v. 5 1905 p. 160—164.
- HEUBNER: Präparate von einem Malariafall bei einem Kinde. in: Berl. klin. Wochenschr. v. 41 1904 p. 1206.
- HINTZE, R.: Chininprophylaxe in Togo. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 9 H. 3 1905 p. 97—106.
- JAKOB: Natur- oder Kunstheilung, insbesondere Verhütung und Behandlung der Malaria. in: Allg. Wien. med. Zeitung v. 49 1904 p. 223, 235, 247.
- JEANSELMY, E.: Le paludisme et sa topographie en Indo-Chine. in: Arch. d. Parasit. v. 9 Nr. 2 1905 p. 249—255.
- JORDAN, E. O. & M. HEFFERAN: Observations on the bionomics of Anopheles. in: Journ. of Infect. Diseases v. 2 Nr. 1 1905 p. 56—69.
- JORDAN, J. D.: Notes on pernicious malarial fever. in: Texas Med. Journ. v. 20 1904—05 p. 169—176.
- KING, D. M.: A case of aestivo-autumnal malaria. in: Denver Med. Times v. 24 1904—05 p. 281—283.
- KINOSHITA, K.: Über den Quartanparasiten in Formosa. in: Chingoi Jji Shimpō 1904 Nr. 571 p. 7. [Japanisch.]
- KREUER: Bericht über die Malariaprophylaxe durch Einnehmen von Chinin. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 9 H. 3 1905 p. 107—110.
- KÜLZ: Weitere Beiträge zur Malariaprophylaxis durch Chiningebruch in Klempopo. in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 9 Nr. 4 1905 p. 141—150.
- LAVRAN, A.: Sur les encécides de la Guinée française et sur l'index endémique du paludisme dans cette région. in: C. R. Ac. Sci. Paris v. 140 Nr. 5 1905 p. 287—291.
- LEGRAIN, E.: Moustiques et fièvres intermittentes en 1904. in: Rev. méd. de l'Afrique du nord v. 7 1904 p. 197—209.
- LESNÉ, E. & LARDERICH: Cirrhose hypertrophique de la rate et cirrhose porte du foie d'origine paludéenne. in: Bull. et Mém. Soc. méd. d. hôp. d. Paris 3. ser. v. 21 1904 p. 1188—1196.
- LIEHM, R.: Beitrag zur Kenntnis der Malaria. in: Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 17 Nr. 42 1904 p. 1103—1113.
- LOUNSBURY, C. P.: East Coast fever ticks. in: Natal Agric. Journ. a. mining Record v. 7 Nr. 9 1904 p. 886—887.
- LUMSDEN, L. L. & C. P. WERTENBAKER: Remittent malarial fever; acute endocarditis, collapse of right lung. in: Rep. Surg. Gen. Publ. Health & Mar. Hosp. Serv. U. S. Washington 1904 p. 498.

- MARCHOUX, E.: Fièvre bilieuse hémoglobulinurique. in: *Rev. med. chirurg. de Brazil Rio de Jan.* v. 12 1904 p. 988—999.
- MARIANI, F.: L'assorbimento e l'eliminazione della chinina e de' suoi sali, deduzioni per la terapia e la profilassi dell' infezioni malarica. in: *Bull. Soc. Lancisiana d. osp. di Roma* v. 33 fasc. 1 P. 2 1904 p. 1—48.
- MASUCCI, A.: Le alterazioni dei reni nella malaria. in: *Ann. di med. nav. Roma* v. 2 1904 p. 381—387.
- MEMMO, G., MARTIGLIO, F. & C. ADANI: cf. sub *Eufлагellata*.
- MERCIER, A.: Le paludisme observé sous les tropiques (Ile Maurice). in: *Arch. gén. de méd.* Ann. 81 1904 v. 2 Nr. 49 p. 3073—3097.
- MOHR, C. A.: Some observations on aestivo-autumnal malarial fever. in: *Mobile Med. & Surg. Journ.* v. 6 1905 p. 19—22.
- MOREAU, L. & H. SOULIÉ: La lutte contre le paludisme en Algérie. in: *Arch. d. Parasit.* v. 9 Nr. 2 1905 p. 272—278.
- : De la répartition du paludisme en Algérie. in: *Arch. d. Parasit.* v. 9 Nr. 2 1905 p. 263—265.
- MUSANTI, E.: L'azione antimalarica della fenocolla. in: *Rassegna med. Bologna* v. 12 Nr. 7, 8 1904 p. 2, 4.
- PALLIN, S. F. G.: Biliary fever of horses in India. in: *Veterinary Journ. N. S.* v. 11 Nr. 61 1905 p. 30—34 Textfig.
- POMEROY, J. L.: Partially afebrile estivo-autumnal malarial infection having its origin New York City. in: *Med. News* v. 86 Nr. 5 1905 p. 197—198 1 Textfig.
- QUADRI, G.: Sul comportamento della pressione arteriosa nella infezione malarica. in: *Policlin.* Roma v. 11 1904 p. 525—526.
- ROBERTS, J. D.: A case of subnormal temperature following malarial fever. in: *Charlotte Med. Journ.* v. 25 1904 p. 374—376.
- ROGERS, L.: The nature and prophylaxis of the fevers in the Dinajpur district. in: *Indian med. Gaz.* v. 40 Nr. 3 p. 90—95.
- ROSS, P. H.: A Note on the Natural Occurrence of Piroplasmosis in the Monkey (*Cercopithecus*). in: *Journ. of Hyg.* v. 5 Nr. 1 1905 p. 18—23.
- ROW, M. C. N.: Guaieguin: a remedy suggested for piroplasmosis, kala azar and other allied fevers. in: *Indian Med. Gaz.* v. 39 1904 p. 455.
- RUSSELL, W. G.: A case of sciatic neuritis with paralysis following malaria. in: *Med. Rec. New York* v. 67 1905 p. 16.
- SAKORRAPHOS, M.: Sur un nouveau syndrome clinique d'origine très probablement paludique, le chloropaludisme. in: *Ärztl. Rundschau München* v. 14 1904 p. 542—544.
- : Sur un nouveau syndrome clinique d'origine très probablement paludique. Le chloropaludisme. in: *Rev. méd.* Ann. 25 Nr. 1 1905 p. 58—63.
- SCHÜTZ: Über die Pyrosomenkrankheiten der Rinder. in: *Arch. f. wiss. n. prakt. Tierheilk.* v. 31 H. 3 1905 p. 317—329.
- SCOZZARI, D.: Sulla febbre enterorragica da malaria. in: *Gazz. d. osp. Milano* v. 25 1904 p. 1542—1544.
- SERVENT, Ed. & Ét.: Hematozoaires de *Rana esculenta* en Algérie. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 58 Nr. 14 1905 p. 670—672 5 Textfig.
- : Sur des corps particuliers du sang des paludéens. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 58 1905 p. 51—53 2 Textfig.



- : Etudes épidémiologiques et prophylactiques du paludisme en Algérie, en 1904. in: Ann. de l'Institut Pasteur v. 19 Nr. 3 1905 p. 129—164.
- : Observations sur les hématozoaires des Oiseaux d'Algérie. Nouvelle Hémamibe de l'Hirondelles. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 2 1905 p. 56—57 1 Textfig.
- : cf. sub Eudagellata.
- SHOEMAKER, J. V.: Tropical malaria. in: Med. News New York v. 85 1904 p. 1172—1176.
- SIMMONS, D. H.: Malarial intermittent fever. in: Med. Recorder Shreveport v. 2 1905 p. 62—66.
- SMITH, L. F.: A note on malaria at Mount Aurio, Freetown. in: Journ. Roy. Army. Med. Corps v. 4 1905 p. 182.
- STEBBINS, J. H.: Upon the occurrence of haemosporidia in the blood of *Rana Catesbeiana*, with an account of their probable life history. in: Trans. Amer. Microsc. Soc. v. 25 1904 p. 55—62 2 Taf.
- STEBBINS, J.: On the occurrence of a large sized parasite of the Karyolysus order, in the blood of *Rana clamata*. in: Centralbl. f. Bakteriöl. 1. Abt. (Orig.) v. 38 Nr. 3 1905 p. 315—318 2 Taf.
- STEPHENS, J. W. W.: A new hemogregarine in an african toad. in: Thompson Yates a Johnston Lab. Rep. v. 6 1905 p. 115—117.
- STEPHENS, J. W. W. & S. R. CHRISTOPHERS: The practical study of Malaria and other blood parasites; 2 ed. Liverpool (University Press) 1904 8° 296 p. 103 Textfig. 6 Taf.
- SYKES, W.: Negro immunity from malaria and yellow fever. in: Brit. Med. Journ. 1904 v. 2 p. 1776.
- : Negro Immunity from Malaria and Yellow Fever. in: Brit. med. Journ. Nr. 2303 1905 p. 389—390.
- TERRBURGH, J. F.: Over de termen anderdaagsche, dertendaagsche en vierendaagsche koorts. in: Nederl. Tijdschr. Geneesk. 2. r. v. 40 deel 2 p. 1536—1540.
- THEILER, A.: Experimentelle Übertragung der tropischen Piroplasmosis des Rindes mittels Zecken. in: Fortschr. d. Veterinär-Hyg. Jahrg. 2 1905 H. 1 p. 257—268.
- TREANTAPHYLIDIS, T.: De quelques types de fièvres dites paludéennes sans plasmodies. in: Grèce méd. Syra v. 6 1904 p. 41, 45, 49, 53.
- VASSAL, J. J.: Sur un hématozoaire endoglobulaire pigmenté d'un écnrenil de l'Annain. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 8 1905 p. 350—351. [Haemamöba in *Scirrus griseimanni*.]
- : Sur un hématozoaire endoglobulaire nouveau d'un mammifère. in: Ann. Inst. Pasteur v. 19 Nr. 4 1905 p. 224—231 Taf. X.
- WAKEFIELD, H.: A Contribution to the Etiology of Malaria, and to the Analysis of Some Relations of Meteorology to Chemical Pathology. in: Medic. Record New York v. 67 Nr. 3 1905 p. 81—90.
- WATSON, M.: Notes of a case of haemoglobinuric fever in Selangor, Malay Peninsula. in: Journ. Trop. Med. v. 7 1904 p. 392.
- : Some clinical Features of Quartan Malaria. in: Indian med. Gaz. v. 40 Nr. 2 1905 p. 49—52.
- WELCH, F. H.: Mosquitoes and Malarial Fever. in: Lancet 1905 v. 1 Nr. 7 p. 461.

- WESTPHAL, R.: A case of malarial cystitis; parasites in blood cells of urine. in: Trans. Texas Med. Assoc. Austin v. 36 1904 p. 62—70.
- WOLDERT, A.: Malarial fever; its expense to the people of Texas. in: Trans. Texas Med. Assoc. Austin v. 36 1904 p. 37—61.
- WOOD, H. C.: The use of methylene blue in malarial fevers. in: Proc. Philadelphia. Co. Med. Soc. v. 25 1904/05 p. 281—286.
- ZAMMIT, TH. & G. C. SCHLUNA: Intermittent Fever in Malta. in: Brit. med. Journ. Nr. 2309 1905 p. 711—712.
- ZIEMANN, H.: Contribution to Quinine Prophylaxis in the Tropics. [Übersetzung.] in: Journ. trop. Med. v. 8 Nr. 4 1905 p. 54—57.
- : cf. sub Protozoa, Allgemeines.

## II. Subkl.: *Neosporidia*.

### I. Ordn.: *Myxosporidia*.

- HENSE, E.: Sur Myxocystis Mrázeki Hesse, microsporidie parasite de Limnodrilus Hoffmeisteri CLAP. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 1 1905 p. 12—13 9 Textfig.
- PÉREZ, CH.: Sur une nouvelle glugéidée parasite du Carcinus maenas. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 3 1905 p. 146—148.
- : Influence des Microsporidies sur l'organisme des Crabes. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 3 1905 p. 148—150.
- : Sur une Glugea nouvelle parasitaire de Balanus amarylli. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 3 1905 p. 150—151.

### II. Ordn.: *Sarcosporidia*

## IV. Kl.: *Infusoria*.

### I. Subkl.: *Ciliata*.

- BARRATT, J. O. W.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- CALKINS, G. N.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- CARLOREN, O.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- CASTELLANI, A. [Infusor]: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- FAURÉ-FREMIET, E.: Sur la structure du Macronucleus chez les Vorticellidae. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 13 p. 602—603.
- : Les membranes périvacuolaires chez les infusoires ciliés. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 13 p. 601—602.
- : Sur l'organisation de la Campanella umbellaria. in: C. R. Soc. Biol. v. 58 Nr. 5 1905 p. 215—217.
- GUIART, J.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- LYON, E. P.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- PRANDTL, H.: Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. (Vorl. Mitteil.) in: Biol. Centralbl. v. 25 Nr. 5 1905 p. 144—151 3 Textfig.
- THON, R.: Über den feineren Bau von Didinium nasutum O. F. M. in: Arch. f. Protistenk. v. 5 H. 3 1905 p. 281—321 Taf. 12—13 3 Textfig.

### II. Subkl.: *Suctoria*.

## Protisten von fraglicher systematischer Stellung.

### I. *Spirochaeten*.

(Fraglich, ob zu den Flagellaten oder Bakterien gehörig. Hier die Literatur über Recurrens.)

- BORREL & MARCHOUX: Argas et Spirilles. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 8 1905 p. 362—364.
- BROWSE, G.: A case showing spirilla in blood simulating malarial fever. in: Brit. med. Journ. Nr. 2306 1905 p. 532 1 Textfig.
- CANTAYA, J. T. [Spirochaeten]: cf. sub Enflagellata.
- DORR, R.: Über *Spirillum pyogenes* Mezinescu. in: Centralbl. f. Bakteriol. Aht. I (Orig.) v. 38 1905 H. 1 p. 15—19 1 Taf.
- ELLERMANN, V.: Über die Kultur der fusiformen Bazillen. in: Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. (Orig.) v. 37 1904 p. 729.
- FRIANT, H. & P. CORNET: Quelques cas de fièvre récurrente dans le département de Constantine. in: Arch. de méd. et pharm. mil. Paris v. 44 1904 p. 421—435.
- GABRITSCHESKY, G.: Zur spezifischen Therapie der Febris recurrens. in: Zeitschr. f. klin. Med. v. 56 1905 p. 43—48.
- HODGES, A. D. P. & P. H. ROSS: Notes on Cases of *Spirillum* Fever in Uganda. in: Brit. med. Journ. Nr. 2309 p. 713—716.
- HÖDLMOSE: Die Serumdiagnose des Typhus recurrens. in: Wien. med. Wochenschr. Jahrg. 54 1904 Nr. 49 p. 2309—2312.
- PATTON, W. S.: Note on the Presence of Spirilla in a tropical Ulcer. in: Indian med. Gaz. v. 40 Nr. 2 1905 p. 42—43.
- POLVERINI, G.: Note sul Tifo Ricorrente. in: Riv. critica di Clinica Med. 1905.
- QUEYRAT: Balano-posthite ulcéro-membranense avec symbiose fusio-spirillaire déterminée par l'inoculation d'une stomatite de même nature. in: Bull. Soc. méd. hôp. de Paris 1905 p. 89.
- ROSS, P. H. & A. D. MILNE: Tick fever. in: Brit. med. Journ. 1904 Nr. 2291 p. 1453—1454.
- ROSS, R.: Mode of infection in human Tick-fever. in: Brit. med. Journ. Nr. 2301 1905 (4. Februar) p. 280. [Spirillose (Spirochaete?), Überträger Ornithodoros, Telegramm von DUTTON & TODD an Ross.]
- SCHAUDINN, F. & E. HOFFMANN: Vorläufiger Bericht über das Vorkommen von Spirochaeten in syphilitischen Krankheitsprodukten und bei Papillomen. in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte v. 22 H. 2 1905 S. 527—534 2 Textfig.
- : Über Spirochaetenbefunde im Lymphdrüsensaft Syphilitischer. in: Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 31 Nr. 18 1905 p. 711—714.
- VESZPRÉMI, D.: Tényészési és által-kísérletek a bacillus fusiformissal és spirillum-mal. [Kultur und Tierexperimente mit den fusiformen Bazillen und Spirillen.] in: Budapesti orv. njság v. 2 1904 p. 1007.
- VINCENT, H.: Sur la non-identité du bacille fusiforme et du *Spirillum spathigenum*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 11 1905 p. 499—501.

WELLMAN, F. C.: Case of relapsing fever, with remarks on its occurrence in the tropics and its relation to „Tick fever“. in: Journ. trop. Med. v. 8 Nr. 7 1905 p. 97—99 2 Textfig.

## II. *Leishman-Donovan-Körper.*

(Fraglich, ob zu den Hämosporidien oder Trypanosomen gehörig. Hier die Literatur über Kala-Azar, Splenomegalie, Orientbeule, Aleppobeule etc.)

BLANCHARD, R.: Note critique sur les corpuscules de Leishman. in: Rev. de méd. & d'hyg. tropic. v. 1 1904 p. 37—42.

CHATTERJEE, G. C.: The Cultivation of Trypanosoma out of the Leishman-Donovan body upon the Method of Captain L. Rogers. in: Lancet 1905 v. 1 p. 16 1 Taf.

ROGERS, L.: The Diagnostic and Prognostic Value of the Lencopena of Cachexial Fever and Kala-Azar, and its Treatment by Quinine and Bone Marrow. in: Brit. med. Journ. Nr. 2309 1905 p. 705—710.

—: cf. sub Hämosporidia.

ROW, M. C. N.: cf. sub Hämosporidia.

STATHAM, J. C. B.: Preliminary note on the cultivation of the Leishman body. in: Journ. Roy. Army Med. Corps London v. 4 1905 p. 13—15.

## III. *Diverse*

(andere Protozoen, die zur Zeit im System nicht sicher untergebracht werden können).

CAULLERY, M. & F. MESNIL: Sur quelques nouvelles Haplosporidies d'Annélides. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 13 p. 580—583 6 Textfig.

—: Sur des Haplosporidies parasites de poissons marins. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 14 1905 p. 640—642.

JAMES, S. P.: On a Parasite found in the white corpuscles of the blood of dogs. in: Scient. Mem. by Off. of the med. a. san. Departm. Govt. of India n. ser. Nr. 14 Calcutta 1905 12 S. 1 Taf.

KRASSILTSCHIK, J.: Sur une affection parasitaire des Lépidoptères produite par un sporozoaire nouveau (*Microklossia prima*). in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 14 1905 p. 656—657.

LÉGEN, L. & E. HESSE: Sur un nouveau protiste parasite des Otorhynques. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 3 1905 p. 92—94. [Mycetozoen oder Sporozoen.]

## Pseudo-Protozoen?

(Hier Literatur über die fraglichen Erreger der Vaccine, Variola, Lyssa, Scharlach, Maul- und Klauenseuche, Syphilis, der perniciosen Geschwülste etc., soweit sie von den Autoren für Protozoen gehalten werden.)

BLUM, L.: Untersuchungen über das Vorkommen parasitärer Organismen in Geschwülsten. in: Virchow's Archiv v. 179 H. 1 1905 p. 475—484.

- BORREL, A.: Sur les inclusions de l'épithélioma contagiosum des oiseaux (molluscum contagiosum). in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 57 1904 p. 642—643.
- BOSC, F. J.: La maladie du jeune chien est une maladie bryocyttique (à Protozoaires). in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 12 1905 p. 534—536.
- BOSC, F. J. & E.: Conservation indéfinie du virus claveléux avec ses qualités initiales; procédé de la Sangsue. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 6 1905 p. 299—301.
- COHN, E.: Über unsere Kenntnis der mit dem Karzinom in ursächliche Verbindung gebrachten tierischen und pflanzlichen Mikroorganismen. in: Zeitschr. f. klin. Med. v. 56 1905 p. 69—82.
- CRAIG, C. F.: The relation of the so-called piroplasma hominis and certain degenerative changes in the erythrocytes. in: Am. Med. Philadelphia v. 8 1904 p. 1016.
- DUVAL, C. W.: Die Protozoen des Scharlachfiebers. in: Virchow's Archiv v. 179 H. 1 p. 485—497 Taf. X, XI.
- : The protozoon of scarlet fever. in: Univ. Penn. Med. Bull. Philadelphia v. 17 1904/05 p. 298.
- EBERLE, H. A.: The plasmodium of dengue; a brief description of the earliest phases of its plasmic characteristics. in: New York Med. Journ. v. 80 1904 p. 1207—1212.
- EWING, J.: Comparative histology of vaccinia and variola. in: Journ. of med. Research. v. 12 1904 Nr. 4 p. 509—535.
- FRANÇA, C.: La rage chez les Muridae (Murinae et Microtinae). in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 9 1905 p. 410—411.
- NASH, J. T. C.: The Organisms of Variola, Vaccinia and Varicella. in: Lancet 1905 v. 1 Nr. II p. 118—119.
- NEGBI, A.: Esperienze sulla Filtrazione del Virus vaccinico. Notes I. in: Gazz. med. Ital. v. 56 Nr. 13 1905 7 S. [Separatabzug.]
- OPHÜLS, W.: Further observations on a pathogenic mould formerly described as a protozoon (Coccidioides immitis, Coccidioides pyrogenes). in: Journ. Exper. Med. New York v. 6 1905 p. 443—485 5 Taf.
- PLANESE, G.: La natura dei corpi del Thoma-Sjöbring nel cancro e dei corpi di Negri nella rabbia. in: Gazz. internaz. di med. Napoli v. 8 1905 p. 1, 13.
- ROSS, E. H. & G. MURRAY LEVICK: The Experimental Transmission of Mediterranean Fever. in: Brit. med. Journ. Nr. 2309 1905 p. 710—711.
- SALMON, P.: Diagnostic expérimental de la variole et de la varicelle. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 Nr. 6 1905 p. 262—263.
- SCHRUMPF, P.: Über die als Protozoen beschriebenen Zelleinschlüsse bei Variola. in: Virchow's Archiv v. 179 H. 1 1905 p. 461—474 2 Textfig.
- SCHÜLLKE, M.: Welche praktischen Erfolge sind von der ätiologischen Erforschung des Krebses zu erwarten? in: Deutsche med. Presse v. 9 1905 p. 1—4.
- SIEGEL, J.: Untersuchungen über die Ätiologie der Pocken und der Maul- und Klauenseuche. in: Anhang z. d. Abhandl. der Akad. d. Wiss. Berlin 1905 9. Januar p. 1—34 2 Taf.
- : Untersuchungen über die Ätiologie des Scharlachs. in: Anhang z. d. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1905 6. Februar p. 1—14 1 Taf.
- : Untersuchungen über die Ätiologie der Syphilis. in: Anhang z. d. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1905 25. Februar p. 1—15 2 Taf.

- STILES, CH. W.: Zoological pitt falls for the Pathologist. Middleton Goldsmith Lecture at New York pathol. Soc. 30. Nov. 1904 Proceed. 21 S.
- VESTKA, A. DI: Sul trovato della filtrabilità del virus della rabbia. in: Ann. d'igin. speriment. v. 15 fasc. 1 1905 p. 147—150.
- WAELE, H. DE: Die Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen einer pathogenen Wirkung des Blatternvirs und der Kuhpockenlymphe. [Sammelreferat.] in: Centralbl. f. Bakteriöl. Abt. I (Ref.) v. 36 H. 10 11 1905 p. 289—306.
- WOLBACH, S. B.: The life cycle of organism of „Dermatitis coccidioides“. in: Journ. of Medic. Research v. 63 1904 p. 53—60 3 Taf.
-



# Fauna Arctica.

**Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen,  
mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes  
auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das  
Nördliche Eismeer im Jahre 1898.**

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen

herausgegeben von

**Dr. Fritz Römer** und **Dr. Fritz Schaudinn**  
in Frankfurt a. M. in Halensee bei Berlin.

Bisher erschienen:

## Band I.

Inhalt: 1. F. Römer u. F. Schaudinn, Einleitung, Plan des Werkes und Reisebericht. Mit 2 Karten und 12 Abbildungen im Text. 2. F. E. Schulze, Die Hexacellicien. Mit 4 Tafeln. 3. J. Thiele, Präsenzschicht (Lentis por. sp.) Mit 1 Tafel. 4. O. v. Linstow, Die Nematoeen. Mit 2 Tafeln. 5. H. Ludwig, Arktische und subarktische Holothurien. 6. W. Kükenthal, Die Wale. Mit 12 Abbildungen im Text. 7. C. Schaeffer, Die arktischen und subarktischen Ctenophoren. 8. J. A. Grieg, Die Ophiuriden der Arktis. Mit 5 Textfiguren. 9. W. Weltner, Die Ctenipeden der Arktis. Mit 1 Tafel und 1 Textfigur. 10. F. Doflein, Die Dekapodenkrebse der arktischen Meere. Mit 1 Kartenskizze im Text. 11. H. Lohmann, Die Appendicularien. Mit 5 Textfiguren. 12. W. May, Die arktischen, subarktischen und subantarktischen Amphipodenfauna. Mit 5 Textfiguren. 13. C. Zimmer, Die arktischen Copepoden. Mit 9 Textfiguren. 14. H. Ludwig, Arktische Siphonien. 15. O. Bidentkap, Die Bryozoen. 1. Teil: Die Bryozoen vom Spitzbergen und König-Karls-Land. Mit 2 Tafeln. — Der Preis des ersten Bandes beträgt 58 Mark.

## Band II.

Inhalt: 1. H. Ude, Die arktischen Eurythriden und Leptothriden sowie die geographische Verbreitung dieser Familien. Mit 2 Tafeln. 2. K. Mühlb., Arktische und subarktische Pannipoden. Mit 1 Karte. 3. E. Ehrenbaum, Die Fische. 4. F. Römer, Die Siphonophoren. 5. F. Schaudinn, Die Tautogriden. 6. A. Pagenstecher, Die arktischen Lepidostereofauna. 7. H. Klaer, Die arktischen Tentaculiden. Mit 1 Karte. 8. H. Friese, Die arktischen Hymenopteren, mit Ausschluss der Tenthrediniden. Mit 1 Tafel und 1 Karte. 10. Al. Bräzdek, Arktische Copepoden. Mit 3 Tafeln und 18 Textfiguren. 11. G. Breddin, Die Hymenopteren und Siphonuliden des arktischen Ozeans. — Der Preis des zweiten Bandes beträgt 60 Mark.

## Band III.

Inhalt: 1. F. Zschokke, Die arktischen Cestoden. Mit 2 Tafeln und 3 Textfiguren. 2. Carl Graf Attems, Nematoden. 3. Otto Bürger, Die Nemertinen. Mit 1 Tafel. 4. Fritz Römer, Die Clitelliporen. 5. Robert Hartmeyer, Die Anneliden der Arktis. Mit 11 Tafeln und 12 Textfiguren. 6. Carl Zimmer, Die arktischen Seelilien. Mit 12 Textfiguren. 7. F. Richters, Arktische Tardigraden. Mit 2 Tafeln. 8. H. H. Graß, Die Bryozoen des arktischen Meeres. Mit 1 Tafel und 6 Textfiguren. — Der Preis des dritten Bandes beträgt 76 Mark.

## Band IV. Erste Lieferung.

Inhalt: 1. Ivar Trägårdh, Monographie der arktischen Acanthiden. Mit 1 Tafel und 183 Textfiguren. 2. Herman Schalon, Die Vögel der Arktis. Preis: 30 Mark.



17,382

Archiv  
für  
Protistenkunde.

Herausgegeben

von

Fritz Schaudinn

Halensee bei Berlin.

Sechster Band. Zweites Heft.

Mit 2 Tafeln und 46 Textfiguren.



JENA.

Verlag von Gustav Fischer

1907.



Nachdruck verboten,  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Über vegetative Kernveränderungen bei *Amoeba Dofleini* nov. sp.

Von

Dr. Eugen Neresheimer,  
Assistent am zoologischen Institut zu München.

(Hierzu Tafel VII und 13 Textfiguren.)

Da ich die hier zu behandelnde Form — die ich im Frühjahr 1904 in größerer Menge aus einem unserer Süßwasser-Aquarien entnahm, aber später darin nicht wieder finden konnte — in keiner Beschreibung oder Abbildung auch nur annähernd wieder erkennen konnte, betrachte ich sie als eine neue Art des Genus *Amoeba* und nenne sie *Amoeba Dofleini*, um Herrn Dr. DOFLEIN auch auf diesem Wege meinen herzlichsten Dank für sein stetes freundliches Interesse an meinen Protozoenstudien und seine vielen nützlichen Ratschläge auszudrücken.

Ich lege der Beschreibung der Art diejenige Form zugrunde, in der mir die Amöbe zuerst zu Gesicht kam und aus der sich die übrigen, davon weit abweichenden Formen vor meinen Augen entwickelten. In ihrem Habitus gleicht die Amöbe ziemlich der *Amoeba verrucosa* EHRLG., aber ohne die charakteristischen Ektosarkfalten der letzteren; auch ist sie lebhafter. Das Entoplasma, das sich sehr deutlich vom hyalinen Ektoplasma abhebt (Taf. VII Fig. 1 u. 2), ist fein granuliert, mit einem leichten Stich ins Gelbliche. Die *Amoeba Dofleini* in diesem Stadium bewegt sich auf der Unterlage als flache rundliche Scheibe vermittels breiter kurzer, kaum vom Körper abgesetzter, bruchsackartiger Pseudopodien. Der Durchmesser dieser Scheibe beträgt ca. 80—150  $\mu$ ; doch fand ich die größeren Exemplare häufiger. Eine pulsierende Vakuole ist stets nachzuweisen.

Der Kern stellt sich meist als ein rundliches oder ovales Bläschen von ca.  $20\ \mu$  Durchmesser dar; in dem von einer feinen, mit Eosin oder Bleu de Lyon ziemlich stark färbbaren Kernmembran umschlossenen Kernsaft flottiert ein rundliches, chromatinreiches Karyosom, das eine feinwabige Struktur erkennen läßt. Auf die Kernveränderungen gehe ich später ein; zuerst möchte ich einige die Biologie unserer Amöbe betreffenden Angaben machen.

Auffallend war mir vor allem die Gefräßigkeit und die verdauende Kraft unseres Organismus. Sie nährt sich von allem Organischen, das ihr in den Weg kommt. Algenfäden, die sie streckenweise einhüllt, werden in kurzer Zeit ihres ganzen Inhaltes, soweit sie umflossen sind, beraubt (Textfig. A). Ebenso nimmt sie kleinere und größere grüne Algen in größerer Menge in sich auf, auch sah



Fig. A. *Amoeba Dofleini* mit teilweise verdautem Algenfaden.

ich sie sich öfters mit kleinen Flagellaten vollpfropfen. In Kulturen, die in feuchten Kammern nach F. E. SCHULZE gehalten wurden, entwickelte sich öfters ein hefeepilzartiger Organismus in ungeheurer Menge; manchmal konnte man dann Amöben sehen, die sich mit diesen Organismen so angefüllt hatten, daß vom Plasma kaum mehr ein dünner Mantel zu unterscheiden war; noch am selben Tage schieden sie dann die kollabierten leeren äußeren Hüllen dieser Pilzchen in größeren Klumpen aus.

Ein Hauptnahrungsmittel der *Amoeba Dofleini* in meinen Gläsern bildete ein kleiner freilebender Nematode von ca.  $150\text{--}200\ \mu$  Länge, der zeitweise in sehr großer Menge auftrat. Obwohl dieser Wurm außerordentlich lebhaft und kräftig ist und sich durch schlagende Bewegungen sehr energisch der Angreiferin zu erwehren sucht, sah ich doch fast stets die Amöbe die Oberhand gewinnen und die Bente langsam sich einverleiben, wobei der Wurm im Innern der Amöbe aufgerollt wird wie ein Algenfaden (Fig. 2). Das Verschlucken des Wurmes geht übrigens nicht etwa so vor sich, daß die Amöbe ihn nur langsam umfließt, sondern man sieht nebenher deutlich, wie er von Zeit zu Zeit mit einem kräftigen Ruck wieder ein Stück weiter ins Innere gezogen wird; dazwischen wieder gelingt es ihm öfters, durch seine Fluchtversuche ein größeres Stück weiter herauszukommen.

Seine schlagenden Krümmungen während dessen sind meist so heftig, daß man stets erwartet, die zum Teil auf dem Objektträger klebende Amöbe müßte zerrissen werden. Aber ihre Konsistenz muß außerordentlich zäh sein; nur ein einziges Mal sah ich, wie auf diese gewaltsame Weise ein kleiner Teil des Plasmas abgetrennt und ziemlich weit weggeschleudert wurde. Selten gelang es dem Nematoden zu fliehen; fast immer blieb die Amöbe Siegerin, auch wenn sie, wie ich mehrfach sah, zwei Würmer zu gleicher Zeit zu verschlingen suchte. Das Hineinziehen ins Plasma geschah, wie gesagt, so ruckweise, mit so augenscheinlicher zeitweiser Anspannung aller Kraft mit Ruhepausen dazwischen, daß mir die schönen Versuche RUMBLER'S (1898 a, z. B. die Aufnahme eines überschellackten Glasfadens durch einen Chloroformtropfen) doch zur physikalischen Erklärung des Phänomens noch nicht ausreichend zu sein scheinen.

Die verdauende Kraft des Tieres erwies sich auch hier wieder als recht bedeutend. Meist nach weniger als einer Stunde war vom Wurm nichts mehr zu sehen als die ganz zusammengefallene leere Cuticula, die dann ausgestoßen wurde. Ebenso sah ich öfters die Amöbe lebende Rotatorien, meist der Gattung *Euchlanis* zugehörige Formen, angreifen. Diese wurden je nach der relativen Größe der beiden Tiere entweder von der in sie eingedrungenen Amöbe von innen ausgetressen, oder, in der Mehrzahl der Fälle, ganz umflossen und der Angreiferin einverleibt. Auch hier erwiesen sich alle Anstrengungen der recht lebhaften Rotatorien als nutzlos.

Auch kleinere Amöben wurden öfters verzehet, so (Fig. 3 a n. b) einmal eine in Teilung begriffene, die durch eine sehr enge, von lippenartigen Wülsten umgebene Öffnung im Ektoplasma förmlich eingeschlürft wurde. Einen analogen Vorfall habe ich in Fig. 4 widerzugeben versucht. Die Amöbe a hatte einen noch im Ei befindlichen Rotatorienembryo in sich aufgenommen. Vermutlich hatte



Fig. B. *Amoeba Dofleini*, einen Nematoden fressend.



Fig. C. *Amoeba Dofleini*, ein Rotator fressend.

noch der eine Eipol über die Oberfläche des Tieres hervorgeragt und war von der Amöbe b ergriffen worden. An dieser Stelle war, als ich darauf aufmerksam wurde, die Eihülle gesprengt und das Plasma des Beutetieres hervorgequollen. Dieses hatte das Tier b in sich aufgenommen und zog nun ruckweise immer mehr ans a heraus in sich ein. Es war, wie wenn ein rohes Ei durch eine kleine Öffnung ausgetrunken wird. Auch hier erwies sich bald die eine, bald die andere Amöbe als stärker und entriß der Gegnerin die Beute wieder ein Stück weit. Der auf das Plasma des Beutetieres ausgeübte Zug sprach sich dentlich in einem System annähernd paralleler, die Zugrichtung angegebender Linien aus (Fig. 4z). Mit der Zeit wurde diese Stelle in einen immer dünneren Strang ausgezogen und riß schließlich, als das Tier b über die Hälfte der Beute in sich herübergezogen hatte.

Auch den Vorgang der Defäkation konnte ich mehrfach beobachten. Oft spielt er sich, besonders wenn es sich um größere Stücke handelt, so ab, wie ihn RHUMBLER (1898 a) für *Amoeba verrucosa* schildert, nämlich als ein förmliches Hinansschleudern. Öfters aber, bei Bakterienklümpchen, stellt der Vorgang sozusagen genau die Umkehrung des Umfließens dar. Es geht hier, wie Textfig. D zeigt, so vor sich, daß von der Nahrungsvakuole bis zur Peripherie des Tieres sich ein feiner Kanal bildet, der hier mit einer kleinen Öffnung mündet, worauf das Tier einfach wegstreicht, so daß der Kanal sich verkürzt und schließlich das Klümpchen frei liegen bleibt.

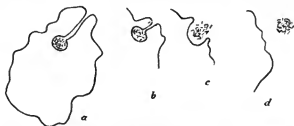


Fig. D. Defäkation eines Bakterienklümpchens (schematisch).

Öfters konnte ich auch ein Zusammenkriechen zweier Exemplare beobachten, so daß sie sich aufs innigste berührten (Textfig. E, a). Jedoch erfolgte in diesen Fällen nie eine wirkliche Verschmelzung des Plasmas oder gar ein Austausch von Bestandteilen der Kerne, die vielmehr ganz unverändert blieben. Nach 5–10 Minuten löste

sich die Berührung wieder und die Tiere entfernten sich unverändert voneinander (Textfig. E, b).

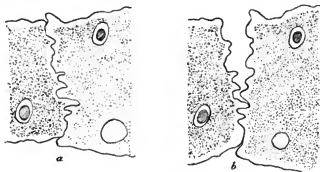


Fig. E.

Ich komme nun auf die Vorgänge am Kern, denen ich besondere Aufmerksamkeit geschenkt habe. Vielfach konnte ich zunächst eine Gestaltveränderung des Kernes beobachten. Die Kernmembran wurde plötzlich an einer Stelle eingedrückt; ja oft bildeten sich tiefe Einschnitte in sie (Textfig. F), so daß es bei oberflächlicher Einstellung fast aussah, als wollte sich der Kern amitotisch teilen. Jedoch



Fig. F.

Kern von *Amoeba Doffeini*.

C = Karyosom.

M = Kernmembran.

ZEISS, Apoehr. Imm. 2 mm

Comp. Oc. 4.



Fig. G. Kern eines Tieres.

b  $\frac{1}{4}$  Stunde nach a gezeichnet.

Nukleolenbildung.

C = Karyosom.

N = Nukleolus.

M = Kernmembran.

ZEISS, Apoehr. Imm. 2 mm

Comp. Oc. 4.

wurde das Karyosom nie in Mitleidenschaft gezogen, und der ganze Kern nahm nach längerer oder kürzerer Zeit wieder seine normale Gestalt an.

Eine der häufigsten Veränderungen am Kern nun, die ich im Frühjahr 1904 täglich beobachten konnte, war die Bildung von zunächst achromatischen Nukleolen. Das Karyosom, das eine feinwabige

Struktur zeigt, bildete zunächst an seiner Oberfläche eine blasige Auftreibung (Textfig. G), die heller und hyaliner aussah als das Karyosom selbst. Im Verlaufe von 10–30 Minuten löste sich schließlich diese immer mehr anwachsende Blase als heller, stark lichtbrechender Tropfen vom Karyosom ab, um frei im Kernsaft zu flottieren. Oft konnte ich zu gleicher Zeit oder kurz hintereinander mehrere, bis sechs, solcher „Nukleolen“ sich bilden sehen (Taf. VII Fig. 1). Häufig, aber durchaus nicht konstant, sah man im Innern dieser Gebilde, die von ziemlich verschiedener Größe sein können, einen hellen Kreis, offenbar den optischen Ausdruck einer Vakuole (Textfig. G, b). Auch Nukleolen mit mehreren Vakuolen kamen mir, wenn auch ziemlich selten, zu Gesicht (Taf. VII Fig. 8). Ebenso bemerkte ich manchmal im Innern der Vakuole ein Körnchen (Fig. 8). Bei der Behandlung mit Farbstoffen erwiesen sich die beschriebenen Gebilde zunächst immer als achromatisch: bei Färbung mit Safranin-Blen de Lyon färbte sich das Karyosom rot, die Nukleolen blau (Fig. 5 u. 6); bei Hämatoxylin-Eosinfärbung das Karyosom blau, die Nukleolen rot (Fig. 7 u. 8).

Das Schicksal dieser Gebilde ist nun ein verschiedenes; doch läßt sich dies nach meinen Erfahrungen nicht etwa aus ihrer Zahl, Größe, dem Mangel oder Vorhandensein von Vakuolen oder den darin enthaltenen Körnchen im voraus schließen. Nur Nukleolen von auffällender Größe, wie z. B. der in Fig. 8 abgebildete, scheinen stets der später zu schildernden Chromatinisierung zu unterliegen. Diese Nukleolen dürften wohl aus der Verschmelzung mehrerer kleinerer hervorgegangen sein. Ich habe diese Verschmelzung zwar nie direkt beobachtet, schließe aber ihr Vorkommen aus dem Umstande, daß unter den mindestens hundert Nukleolen, die ich entstehen sah, nie einer die Größe des Karyosoms annähernd erreichte oder gar übertraf, wie die in Fig. 9–11 abgebildeten. Auch der Umstand, daß solche übergroße Nukleolen sich nur in nachts oder frühmorgens fixierten Tieren fanden, bestärkt mich in dieser Annahme, wie weiter unten zu erörtern sein wird.

Die kleineren Nukleolen (Fig. 1 u. 2) wurden nun öfters kurz nach ihrer Entstehung durch die Kernmembran ins Plasma hinausgestoßen, wie dies z. B. RÖSLE (1904, Fig. 15) abbildet. Nach der sehr rasch erfolgenden Ausstoßung ist in der Kernmembran keine Öffnung mehr sichtbar, und die Nukleolen verschwinden bald im Plasma. (Diesen Vorgang habe ich gelegentlich auch schon bei anderen Amöben beobachtet, so bei einer in Encystierung begriffenen rotierenden *Amoeba blattae* BÜTSCHLI, in deren Kern sich mit großer



Schnelligkeit ein Nukleolus nach dem anderen vom Karyosom ablöste und durch die Kernmembran ins Plasma übertrat, worauf er sehr rasch nach der Peripherie des Tieres hin transportiert wurde und hier verschwand.)

Manchmal kam es auch vor, daß diese Gebilde noch innerhalb der Kernmembran sich außerordentlich vergrößerten, wie es schien, unter Aufnahme von Flüssigkeit, wobei aber auch in größerer Menge ein fester Inhalt, in Gestalt von Körnchen oder Klümpchen, in ihnen auftrat, der sich besonders an der Peripherie ansammelte (Textfig. H n. J). In den beiden Fällen, die ich beobachten konnte, starb

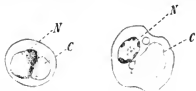


Fig. H.

Fig. I.

ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm Comp. Oc. 4.

das Tier während dessen ab, ob infolge dieses vielleicht krankhaften Prozesses oder infolge des langen Aufenthaltes unter dem Deckglase, wage ich nicht zu entscheiden. Ich bemerke nur, daß immerhin viele Amöben unter dem Deckgläschen viel längere Zeit am Leben blieben.<sup>1)</sup>

In der weitaus größten Zahl der Fälle führte nun die oben beschriebene Nukleolenbildung zu einem anderen Resultat. Die betreffenden Beobachtungen machte ich meist nachts oder an nachts fixiertem Material, da ich, um die Fortpflanzung des Organismus zu studieren, sehr oft zu jeder Stunde der Nacht Beobachtungen angestellt und Tiere abgetötet habe — allerdings ohne den geringsten Erfolg in dieser Richtung. Es gelang mir nicht einmal, eine einfache Zweiteilung des Organismus zu beobachten, obgleich ich an isolierten Exemplaren oft genug konstatieren konnte, daß sie sich ziemlich regelmäßig jede Nacht einmal teilten. Dafür gelang es mir aber, wie gesagt, die weiteren Schicksale der beschriebenen „Nukleolen“ festzustellen.

<sup>1)</sup> Eine Anzahl dieser Amöben in einem späteren Stadium, die ich, um sie jemandem zu zeigen, zwischen Objektträger und Deckgläschen gebracht und darauf letzteres mit einem Wachrand umgeben hatte, wurden in diesem Präparat vergessen. Nach sechs Tagen fanden sich die Tiere im Präparat noch munter umherkriechend vor.

Das Endresultat ist stets das gleiche, während das Tempo und, wie es scheint, auch die Reihenfolge der einzelnen Vorgänge ziemlich wesentlich variieren. Dieses Endresultat ist eine sehr starke Vergrößerung des Kernes, wobei das Karyosom an Größe und Färbbarkeit beträchtlich abnimmt. Der freie Raum innerhalb der Kernmembran, der nicht vom Karyosom eingenommen wird, ist dann von einer großen Menge aus den Nukleolen hervorgegangener rundlicher Körperchen angefüllt, die früher oder später den größten Teil des vorher im Karyosom enthaltenen Chromatins in sich aufnehmen, um dann ins Plasma überzutreten, wo sie noch eine Reihe von charakteristischen Veränderungen durchmachen. Alle diese hier kurz angeführten Vorgänge, bis zum Austritt der stark färbbaren Körperchen aus dem Kern, erfolgen also nicht in genau bestimmter Reihenfolge, jedoch sämtlich während der Nachtzeit. Eine isolierte Amöbe, die schon mehrere Nukleolen gebildet hatte, fand ich stets am nächsten Morgen entweder noch unverändert (d. h. die Zahl der Nukleolen konnte sich vergrößert haben) oder schon mit den später zu beschreibenden charakteristischen Gebilden im Plasma vor.

In den meisten Fällen scheinen die Nukleolen alle zu einer großen achromatischen Kugel zusammenzufießen; wenigstens fand ich sehr häufig bei nachts abgetöteten Tieren ein solches Gebilde neben dem Karyosom vor (Fig. 8), wobei ersteres das letztere an Umfang erreichen oder beträchtlich übertreffen kann. Hierauf erfolgt der Übertritt der chromatischen Substanz aus dem Karyosom in den bisher nur aus Nukleolarsubstanz bestehenden Teil des Kernes. Man sieht vom Karyosom aus pseudopodienähnliche Fortsätze an den „Nukleolus“ herantreten und in ihn eindringen (Fig. 9 u. 10), schließlich tritt von hier aus das Chromatin in einer dichten, wolkenartigen Masse in die Nukleolarsubstanzkugel ein (Fig. 11). Zugleich mit diesem Vorgang vollzieht sich in den meisten Fällen am Kern eine höchst auffallende Veränderung. Es treten nämlich im „Nukleolus“ eine Menge kleinster, stark lichtbrechender, rundlicher Tröpfchen auf, die, wie ich aus Fig. 9 schließe, wohl auch aus dem Karyosom zu stammen scheinen; wenigstens liegen sie hier, wohl zu Beginn des Prozesses, in geringer Anzahl ausschließlich in dessen Umgebung. Später (Fig. 10) verbreiten sie sich über das ganze Gebilde. Diese Dinge haben ganz das Aussehen von Öltröpfchen, scheinen aber in Wirklichkeit keine solchen zu sein, da sie sich in fertigen, mit Xylol vorbehandelten Kanadabalsampräparaten vorfinden. — Es erfolgt nun der Zerfall des mit Chromatin versehenen Gebildes in viele Stücke, die erst unregelmäßig geformt und verschieden groß

sind (Fig. 12), dann aber, im weiteren Verlauf des Zerfalles, zu ziemlich regelmäßigen Kügelchen werden (Fig. 13). Diese und die vorige Zeichnung sind nach einem und demselben lebenden Tier angefertigt, Nr. 12 um  $1\frac{1}{2}$  6 h, Nr. 13 um 6 h früh. Unter meinen gefärbten Präparaten befindet sich auch eines von einem ganz ähnlichen Stadium, in dem die einzelnen Kügelchen stark mit Hämatoxylin gefärbt sind.

Die bisherige Schilderung des Vorganges gab ich unter der mir sehr wahrscheinlichen Voraussetzung, daß die „Nukleolen“ nach ihrer Bildung aus dem Karyosom und vor ihrer Versorgung mit Chromatin zu dem großen, in Fig. 9, 10 u. 11 abgebildeten Körper verschmelzen, ein Vorgang, den ich allerdings nicht direkt beobachten konnte. Jedoch scheinen die einzelnen Nukleolen auch getrennt bleiben zu können, so daß sogar ihre Versorgung mit Chromatin schon erfolgen kann, ehe sie alle aus dem Karyosom ausgetreten sind. Wenigstens habe ich nie eine Amöbe gesehen, bei der die unten zu beschreibenden charakteristischen Gebilde im Plasma, die aus diesen aus dem Kern hervorgegangenen Körperchen entstehen, in so geringer Anzahl vorhanden gewesen wären, wie die in Fig. 14 abgebildeten „Nukleolen“. Diese sind aber schon, wie das mit Hämatoxylin-Eosin gefärbte Präparat zeigt, mit Chromatin versehen. Auch zeigen sie schon die Sonderung in zwei verschiedene Bestandteile, die die aus dem Kern ausgestoßenen Körperchen später in noch höherem Maße erkennen lassen. Hierher gehören jedenfalls auch Bilder wie das in Fig. 15 wiedergegebene, die ich mehrfach in nachts fixierten Präparaten vorfand. Hier ist erst ein Nukleolus gebildet. Er könnte wohl aus einigen wenigen verschmolzen sein, jedenfalls ist er gegenüber dem Karyosom aber noch zu unansehnlich, um etwa schon etwas ähnliches wie die in Fig. 9–11 abgebildeten Stadien zu bedeuten. Ich glaube, daß auch hier, wie im vorhin besprochenen Fall, ein verfrühter Austritt des Chromatins aus dem Karyosom vorliegt.

Ich komme nun auf den Übertritt der Körperchen aus dem Kern ins Plasma. Es erfolgt offenbar sehr rasch. Ich bekam nur ein einziges Mal ein entsprechendes Stadium am lebenden Tier zu sehen (Textfig. K). Hier war die Ausstoßung offenbar eben erst erfolgt, denn alle Körperchen lagen noch im Umkreis des Kernes; einige befanden sich noch innerhalb der Kernmembran, dem Karyosom angelagert. Ich habe in Textfig. K den Kern und einige der herumliegenden Chromidialkörperchen, wie ich sie nennen will, nach dem Leben gezeichnet, und zwar habe ich einige ausgewählt, die mir

die offenbar sehr rasch ablaufenden Phasen ihrer Umbildung zu zeigen scheinen. Sie alle zeigen, wie das gefärbte Präparat Fig. 14, eine Differenzierung in zweierlei Bestandteile, die sich immer mehr voneinander unterscheiden, bis schließlich im Plasma eine Menge



Fig. K.

Austritt der Chromidialkörperchen ins Plasma und Phasen ihrer Umbildung. Schematisiert, insofern die Körperchen mit Auswahl eingezeichnet sind.

ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm  
Comp. Oc. 6.

von Kügelchen umherliegen, deren jedem ein stark lichtbrechendes, längliches, kristall-ähnliches Gebilde anhängt (Fig. 16). Der Kern zeigt sich nach dem Austritt dieser Gebilde stark verkleinert, ebenso das Karyosom, das nunmehr auch verhältnismäßig schwach färbbar, also wohl chromatinarm ist. Dagegen erweisen sich die Chromidialkörperchen mit Kernfarbstoffen, insbesondere mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin, als sehr stark tingierbar. An gefärbten Präparaten stellten sich die Chromidialkörperchen immer als einfache, stark gefärbte Kügelchen dar (Fig. 17), ein Verhalten, das sich später, bei Anstellung mikrochemischer Versuche, sofort erklärte, da

sich die Kriställchen in den meisten bei der Färbung notwendigen Flüssigkeiten lösen. Zuerst glaubte ich aber, zur Darstellung der beiden verschiedenen Bestandteile des Gebildes noch besser differenzieren zu müssen. Bei diesen Versuchen löste sich nun allerdings das chromatinhaltige Kügelchen in eine Anzahl unregelmäßig geformter und gelagerter Körnchen und Stäbchen auf (Fig. 19), das am lebenden Tier so gut sichtbare kristallförmige Gebilde kam aber natürlich nicht mehr zum Vorschein. In einigen Fällen zeigten sich auch in den gefärbten Teilen des Chromidialkörperchens wieder die früher beschriebenen, Öltropfen ähnlichen Gebilde, und zwar dem Körperchen annähernd central eingelagert (Fig. 18). Im ganzen waren diese Fälle nicht häufig; wies aber einmal ein Chromidialkörperchen ein solches Kügelchen auf, so taten dies auch alle in demselben Tier befindlichen.

Über die Art und Weise, wie das Kristalloid am Kügelchen befestigt ist, weiß ich nichts auszusagen. Man sieht die beiden Bestandteile sich niemals trennen, jedoch verschiebt sich beim Umhergleiten und Rollen im Plasma des Tieres das Kristalloid in jeder möglichen Richtung gegen seinen Träger, so daß man es in kurzer Zeit nacheinander mit beiden Enden und allen möglichen Stellen der Längsflächen dem Kügelchen anliegen sieht (Fig. 16). Die Form dieser Gebilde ist meist ziemlich regelmäßig stabförmig; das Kristall-

system ist tetragonal oder hexagonal. Auch etwas unregelmäßige Formen kommen nicht selten vor, so keulenförmig verdickte, selten auch an beiden Enden verdickte (Hantelform). Zwillinge kamen im allgemeinen nicht häufig zur Beobachtung; in einzelnen Amöben fanden sie sich aber in größerer Anzahl vor (Textfig. L). Bei der Untersuchung im polarisierten Licht erwiesen sie sich als ziemlich stark doppelbrechend; der optische Charakter ist negativ.

Um die Natur dieser Zelleinschlüsse zu ergründen, stellte ich eine Reihe mikrochemischer Reaktionen an.<sup>1)</sup> Nachdem sich gezeigt hatte, daß bei Anwendung von Reagentien, die das Plasma koagulieren lassen, durch dessen Undurchsichtigkeit die Kristalle nicht mehr sichtbar waren, ließ ich die Amöben auf dem Objektträger antrocknen. Sie klebten dann in Form dünner Häutchen am Glase, die Kristalloide waren sehr deutlich in ihnen zu sehen, die Kügelchen weniger gut. Um die Amöben in diesem Zustand rascher wiederfinden zu können, färbte ich sie öfters vorher *intra vitam* mit Neutralrot, wobei sich in einigen wenigen Fällen ein Teil der Kristalle deutlich färbte. Die Versuche mit diesen angetrockneten Tieren ließen nun leider durchaus keinen Schluß auf die chemische Natur der Kristalloide zu; ich begnüge mich daher, hier kurz die Resultate der einzelnen Versuche mitzuteilen.

Die Kristalle lösten sich

- rasch (ca.  $\frac{1}{2}$  Min.) in kaltem Wasser,
- sofort in Ligu. ammon. caust., verdünnt,
- rasch (ca.  $\frac{1}{2}$  Min.) in verdünnter Schwefelsäure,
- ziemlich rasch (ca. 2 Min.) in Speichel, wobei die Kügelchen sehr deutlich hervortraten,
- langsam in Trypsin, kalt,
- sofort in Trypsin bei 37° C.
- gar nicht in Alkohol absolutus,
- gar nicht in Schwefeläther.

In 5proz. Essigsäure lösten sie sich im Verlaufe von 45 Min. nicht; als ich diese darauf durch Eisessig ersetzte, verschwanden die Kriställchen momentan; statt ihrer sah man kleine, stark licht-



Fig. L.  
Kristalloide aus  
einem Exemplar,  
das auffallend  
viel Zwillinge  
enthält. Zriss,  
Apochr. Imm.  
2 mm Comp. Oc. 8.

<sup>1)</sup> Ich ergreife die Gelegenheit, um auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. CREMER meinen herzlichsten Dank für seinen freundlichen Rat in dieser Angelegenheit auszusprechen.

brechende kubische Gebilde, von der Form von Kochsalzkristallen, im Plasma herumliegen. Jodjodkali wirkt auf die Kriställchen gar nicht, ebenso wenig MILLON'sches Reagens, auch nicht wenn es erwärmt wurde.

Aus diesen Daten ist, wie gesagt, kein Schluß auf die Natur dieser Gebilde zu ziehen. Ich bemerke, daß GREEFF (1866) für *Amoeba terricola* angebliche Fortpflanzungsvorgänge schildert, bei denen einzelne Stadien vorkommen, die etwas an die vorstehend geschilderten erinnern. Es ist da von einer Bildung von Kügelchen innerhalb des Kernes und deren Ausstoßung ins Plasma die Rede. Im Anschluß daran erwähnt GREEFF auch eine gleichzeitige Vermehrung von „Kalkkristallen“ im Plasma der Amöbe. Taf. XVII Fig. 4c bildet er auch eine Amöbe ab, in deren Zelleib, allerdings in je eine Vakuole eingeschlossen, sich einige Gebilde befinden, die ganz wie die Einschlüsse in unserer Amöbe ein Kügelchen mit einem daran hängenden kristallartigen Gebilde darstellen. Wieweit es sich hier um analoge Vorgänge handelt, kann ich bei meiner Unkenntnis der *Amoeba terricola* und bei GREEFF's etwas verworrener Darstellung nicht entscheiden.

In der zoologischen und botanischen Literatur finden sich noch eine Reihe von Angaben über kristallähnliche Gebilde, besonders Proteinkristalloide in Zellen oder Zellkernen. Ich erwähne UTÉNOR (1881), LEIPOLDT (1893) und LIST (1897), die sich mit den Proteinkristalloiden beschäftigen, die sich in den Kernen gewisser Zellen bei Echiniden finden. Ferner FRENZEL (1882) und RENGEL (1897), die Kristalloide in den Zellkernen des Darmepithels des Mehlwurmes beschreiben. Besonders FRENZEL hat eingehende mikrochemische Studien über diese Gebilde gemacht, gleichfalls ohne zu einem sicheren Resultat zu kommen. Ich habe die von diesen und den gleich zu erwähnenden Forschern angestellten Versuche fast alle an meinem Objekt wiederholt. Bei der Resultatlosigkeit dieser Experimente verzichte ich darauf, sie alle aufzuzählen und zu beschreiben; ich bemerke nur, daß die Kristalloide der *Amoeba dofeini* sich schon durch ihre Form und durch ihre Löslichkeit in Wasser von diesen Gebilden unterscheiden, ebenso durch ihre Form von den Gebilden, die AUERBACH (1856) für seine *Amoeba actinophora* abbildet. Die sehr reichhaltige Literatur über kristalloide Einschlüsse in Pflanzenzellen kann ich nicht vollständig citieren. Eine gewisse Ähnlichkeit der Kristalloide unserer Amöbe (samt den anhängenden Kügelchen) mit den aus Globoid und Eiweißkristall bestehenden Aleuronkörnern vieler Pflanzen fällt sofort auf. Siehe z. B. STRAS-

BURGER (1887) p. 45, Fig. 22. Aber auch hier ist das mikrochemische Verhalten ein völlig anderes, eben dasselbe gilt für die Proteinkristalloide im Zelleib und Kern der Farne und anderer Pflanzen, für die übrigens ZIMMERMANN (1893) eine Entstehung aus Nukleolen angibt, während dagegen die von LAST beschriebene Entstehung der Kristalloide beim Seeigel lebhaft an die Entstehung der Glanzkörper aus den Kernen von *Pelomyxa palustris* erinnert (GOLDSCHMIDT, 1904 b).

Diese bisher geschilderten Vorgänge am Kern unseres Organismus sind nun von anderen, offenbar sehr tiefgreifenden Veränderungen der Gesamtorganisation begleitet. Nach dem Austritt der beschriebenen Gebilde bietet die Amöbe ein so vollständig anderes Bild dar, daß ich sie niemals für dasselbe Tier gehalten hätte, wenn ich mich nicht in vielen Fällen an isolierten Tieren von der Richtigkeit der folgenden Beobachtungen überzeugt hätte. Während nämlich die *Amoeba Dofleini* im ersten Stadium opak und etwas gelblich gefärbt



Fig. M.  
*Amoeba Dofleini*  
vor der Metamorphose.



Fig. N.  
*Amoeba Dofleini* nach der Metamorphose.

erscheint (Fig. 1—4), ist sie nach der Metamorphose vollkommen hyalin, glashell und frei von irgend welchen Trübungen (Fig. 16). Auch die Form, resp. die Art ihrer Bewegung ändert sich total. Die Amöbe im ersten Stadium zeigt etwa den Habitus der *Amoeba verrucosa* EHRL. Sie bildet keine wirklichen, vom übrigen Körper abgesetzten Pseudopodien, sondern bei der Fortbewegung fließt sozusagen das ganze Tier vorwärts. Dieser Eindruck wird dadurch wenig geschmälert, daß sich, um im Bilde zu bleiben, der Fluß vorübergehend in zwei Arme teilen kann (Fig. 1). Ektoplasma und

Entoplasma sind außerordentlich scharf voneinander geschieden (Fig. 1). (Vergleiche auch GREEFF's Schilderung der *Amoeba terricola*, die, im Wasser beobachtet, unserem Organismus recht ähnlich sehen muß.) Von kontraktile Vakuolen findet sich meist eine, eventuell zwei bis drei, die aber vor der Systole in eine zusammenfließen (Fig. 1—4). All dies ist nach der Metamorphose ganz anders. Von nun an bildet die Amöbe wirkliche, vom Plasmaleib gut abgesetzte lange Pseudopodien, vom Typ der *Amoeba proteus* RÖSEL; ja dies Verhalten kann sich steigern bis zu einer beträchtlichen Ähnlichkeit mit *Amoeba radiosa* DUJARDIN. In den Fig. 16 u. 17 kommt dies Verhalten weniger deutlich zum Ausdruck. Für Fig. 16 wählte ich ein Exemplar, das die aus dem Kern hervorgegangenen Einschlüsse ganz besonders klar und deutlich zeigte, während Fig. 17 ein Tier zeigt, das möglichst frei von fremden Einschlüssen (Nahrung) ist, um die Chromidialkörperchen im gefärbten Zustande recht deutlich zu zeigen. Ich bilde daher in Textfig. M eine *Amoeba Dofleini* vor, in N eine solche nach der Metamorphose, nach dem Leben gezeichnet, ab. Auch der Unterschied zwischen Ekto- und Entoplasma ist weit weniger scharf als vorher. Ferner zeigt sich nun das ganze Entoplasma durchsetzt von einer großen Anzahl größerer und kleinerer Vakuolen (Fig. 16), was dem Tier schon für sich allein ein durchaus verändertes Aussehen gibt.

Auch chemisch scheint sich seit dem Austritt der Chromidialkörperchen aus dem Kern der Organismus der Amöbe wesentlich verändert zu haben. Vorher färbte sich das Plasma des Tieres ganz auffallend stark mit Eosin. (Um dies zu veranschaulichen, habe ich in Fig. 7 u. 14 einen Teil des den Kern umgebenden Entosarks mit abgebildet; er ist deutlich rötlich gefärbt.) Nach der Metamorphose ist es, auch bei beliebig langem Belassen der Präparate in Eosinlösung, nicht mehr möglich, dem Plasma auch nur eine Spur von roter Färbung beizubringen.<sup>1)</sup> Im Sommer 1904 hatte ich sehr oft auf einem Objektträger Tiere in beiden Stadien zusammen; es war stets schon mit den schwächsten Vergrößerungen nur an dem Verhalten der einzelnen Exemplare gegen Eosin zu erkennen, ob sie die Metamorphose schon durchgemacht hatten oder nicht. Ebenso zeigten die beiden Stadien einen auffallenden Unterschied bei Behandlung mit Methylgrün-Essigsäure. Amöben des Stadiums I blieben auch bei langem Verweilen in der Lösung ungefärbt; kaum daß

<sup>1)</sup> Bei dem Präparat, nach dem Fig. 17 abgebildet ist, hatte ich mir ausdrücklich angemerkt, daß es mehrere Stunden in starker Eosinlösung belassen wurde.



d Kern einen recht schwachen grünlichen Schimmer annahm. Amöben des Stadiums II dagegen färbten sich bei Zusatz der Farbstofflösung (zum lebenden Material) augenblicklich so intensiv blaugrün, daß es durch Differenzierung mit Essigsäure kaum mehr möglich war, den Kern und die Chromidialkörperchen vom übrigen Plasma zu unterscheiden.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich mir eine Bemerkung allgemeiner Natur erlauben. Veranlaßt durch den eben mitgeteilten Befund, habe ich die Wirkung von Methylgrün-Essigsäure auch auf andere Amöbenarten, die mir gerade zur Hand waren, versucht, nämlich *Amoeba proteus* RÖSEL, *A. limax* DUJARDIN und *A. blattae* BÜTSCHLI. In allen Fällen ergab sich dasselbe Resultat wie bei unserem Organismus im ersten Stadium, d. h. keine oder fast keine Färbung, im Gegensatz zu mehreren Infusorien, wo sich der Kern recht deutlich grün färbte. Da nun die Anwendung anderer Chromatinfarbstoffe, wie Safranin, Boraxkarmin, Thionin, Hämatoxylin nach DELAFIELD etc., keinerlei Anhaltspunkte für die Meinung ergab, daß die Kerne dieser Amöben besonders arm an mit Kernfarbstoffen färbbaren Substanzen wären, möchte ich doch die ziemlich verbreitete Meinung, Methylgrün sei ein spezifisches Reagens auf Chromatin, etwas eingeschränkt wissen. (Um Fehlerquellen nach Möglichkeit auszuschalten, habe ich mir zum Zweck dieser Versuche drei verschiedene Lösungen von Methylgrün-Essigsäure nach der Angabe in BEHRENS' Tabellen bereitet.)

Betreffs der Deutung der in vorliegender Untersuchung mitgeteilten Tatsachen möchte ich mich kurz fassen. Es ist fast selbstverständlich, daß ich bei der Beobachtung der am Kern der *Amoeba Dofleini* stattfindenden Veränderungen an die Mitteilungen von SCHAU-DIXN (1903a) dachte und zunächst glaubte, die Vorgänge mit der Bildung von Sporetien (GOLDSCHMIDT, 1904b) vergleichen zu sollen. Die Umbildung der Chromidialkörperchen nach ihrem Übertritt ins Plasma mußte diese Meinung bereits erschüttern. Heute haben schon seit mehr als einem halben Jahre sämtliche in meiner Kultur befindlichen Individuen die Metamorphose hinter sich; seitdem zeigt sich nicht mehr die geringste Veränderung an ihnen. Sie vermehren sich offenbar durch Teilung wie vorher; ein Anhaltspunkt für einen anderen Fortpflanzungsmodus konnte nicht gewonnen werden. Vor einem Vierteljahr ungefähr fand ich in einem Uherschälchen Amöben derselben Art, die sich noch im ersten Stadium befanden, aber alsbald auch alle die Metamorphose durchmachten; auch sie boten kein anderes Bild. Ich glaube demnach jetzt, daß die gesamten, in vor-

liegender Arbeit beschriebenen Vorgänge in unserer Amöbe rein vegetativer Natur sind. Über die genauere Bedeutung dieser Vorgänge kann man wohl nur vage Vermutungen hegen, die auszuführen sich kaum lohnen würde.

München, Februar 1905.

### Literaturverzeichnis.

- 1856 AUERBACH, L.: Über die Einzelligkeit der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.
- 1902 BERNDT, A.: Beitrag zur Kenntnis der im Darm der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. I.
- 1895 BLOCHMANN, F.: Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg 1895.
- 1880—89 BÜTSCHLI, O.: Die Protozoen. in: BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
- 1890 —: Über den feineren Bau der Bakterien und verwandten Organismen. Leipzig 1890.
- 1896 —: Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896.
- 1904 CALKINS, G. A.: Evidences of a sexual cycle in the Life-history of *Amoeba proteus*. Arch. f. Protistenk. Bd. V.
- 1881 CUÉNOT, L.: Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. II. Invertébrés. Arch. Zool. expér. T. IX.
- 1901 —: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégaires. Arch. Biol. T. XVII.
- 1882 FRENZEL, J.: Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanaals der Larve des *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berl. Entom. Zeitschr. Bd. XXVI.
- 1884 FROMMANN, C.: Untersuchungen über Struktur und Lebenserscheinungen tierischer und pflanzlicher Zellen. Jena'sche Zeitschr. Bd. XVII.
- 1888 —: Über Beschaffenheit und Umwandlung der Membran, des Protoplasmas und des Kerns der Pflanzenzellen. Jena'sche Zeitschr. Bd. XXII.
- 1904a GOLDSCHMIDT, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Vorl. Mitteil.) Biol. Centralbl. Bd. XXIV.
- 1904b —: Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. V.
- 1904c —: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXI.
- 1904 GONDER, R.: Beiträge zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei den in Cephalopoden schmarotzenden Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. V.
- 1866 GREFF, R.: Über in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II.
- 1873 —: *Pelomyxa palustris*, ein amöbenartiger Organismus des süßen Wassers. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.
- 1885 GRUBER, A.: Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXXI.

- 1898 HERTWIG, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosphaerium* Eichhorni. Abh. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. XIX.
- 1899 —: Über Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*. Festschrift für C. v. KUPFFER.
- 1902 —: Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. I.
- 1904 —: Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium* Eichhorni. Festschrift für E. HAECKEL.
- 1873 HERTWIG & LESSER: Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. (Suppl.).
- 1889 KORSCHULT, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Aht. f. Anat. Bd. IV.
- 1904 LÉGER, L.: La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. III.
- 1879 LEIDY, J.: Freshwater-Rhizopods of North America. in: Report of the United States Geological survey of the territories. Vol. XII.
- 1893 LEIPOLDT, F.: Das angebliche Exkretionsorgan der Seeigel, untersucht an *Sphaerechinus grannularis* und *Dorocidaris papillata*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55.
- 1888 LEYDIG, F.: Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Bd. III.
- 1897 LIST, TH.: Über die Entwicklung von Proteinkristalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden. Anat. Anz. Bd. XIV.
- 1902 PENARD, E.: Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genf 1902.
- 1897 PROWAZEK, S.: Amöbenstudien. Biol. Centralbl. Bd. XVII.
- 1900 —: Protozoenstudien II. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien Bd. XII.
- 1902 —: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. I.
- 1903 —: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. II.
- 1904 a —: Die Entwicklung von *Herpetomonas*. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XX.
- 1904 b —: Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid. Bd. XXI.
- 1905 c —: *Entamoeba buccalis* n. sp. Ibid. Bd. XXI.
- 1897 RENGEL, C.: Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62.
- 1895 RHUMBLER, L.: Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI.
- 1898 a —: Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. VII.
- 1898 b —: Zelleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei Rhizopoden. Biol. Centralbl. Bd. XVIII.
- 1904 RÖSLE, R.: Der Pigmentierungsvorgang im Melanosarkom. Zeitschr. f. Krebsforschung Bd. II.
- 1895 SCHAUDINN, F.: Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitz.-Ber. d. Ges. natürl. Freunde Berlin 1895.
- 1902 —: Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. Arch. f. Protistenk. Bd. I.
- 1903 a —: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XIX.
- 1903 b —: Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. Arch. f. Protistenk. Bd. II.

- 1904 —: Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XX.
- 1887 STRASSBURGER, E.: Das botanische Praktikum. II. Aufl. Jena 1887.
- 1888 —: Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.
- 1884 WILL, L.: Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz. Bd. VII.
- 1893a ZIMMERMANN, A.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Bd. I. Tübingen 1893.
- 1893b —: Über das tinktionelle Verhalten der Zellkernkristalloide. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. X.

### Tafelerklärung.

#### Tafel VII.

Sämtliche Figuren sind mit dem AMME'schen Zeichenapparat entworfen. (Ebenso alle Textfiguren, und zwar alle nach dem Leben; nur Fig. D und E sind ohne Zeichenapparat skizziert.)

Fig. 1. *Amoeba doffeini* vor der Metamorphose. Bildung vieler Nukleolen. Nach dem Leben. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 2. Ebensolches Tier mit eben gefressenem Nematoden. Nach dem Leben. Gleiche Vergrößerung.

Fig. 3a u. b. Ebensolches Tier, eine kleine Amöbe (*Limax*?) fressend. Nach dem Leben. Gleiche Vergrößerung.

Fig. 4. Zwei ebensolche Tiere. Tier b entwirft einen Teil des von diesem gefressenen Rotatorienembryos. Nach dem Leben. LEITZ Obj. 7 Oc. 1.

Fig. 5. Kern mit Nukleolen. Safranin-Bleu de Lyon. Tags fixiert. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 6. Ebenso. Gleiche Vergrößerung.

Fig. 7. Kern mit umgebendem Plasma. 2 Uhr nachts fixiert. DELAFIELD'sches Hämatoxylin-Eosin. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 8. Kern mit mehreren verschmolzenen Nukleolen (?), mehrere Vakuolen. 5 Uhr früh fixiert. DELAFIELD-Eosin. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 9. Kern. Chromatinisierung des Nukleolus. 12 Uhr nachts fixiert. DELAFIELD-Eosin. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 10. Kern wie oben. 3 Uhr nachts fixiert. DELAFIELD-Eosin. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 11. Kern wie oben, weiteres Stadium. 2 Uhr nachts fixiert. Färbung und Vergrößerung wie Fig. 10.

Fig. 12. Kern. Zerfall der Nukleolen. Nach dem Leben.  $\frac{1}{2}$  6 Uhr früh. ZEISS, homog. Imm.  $\frac{1}{16}$  Oc. 3.

Fig. 13. Kern desselben Tieres, 6 Uhr früh. Nach dem Leben. Vergr. wie Fig. 12.

Fig. 14. Kern mit umgebendem Plasma. Chromatische Nukleolen.  $\frac{1}{2}$  3 Uhr nachts fixiert. DELAFIELD-Eosin. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 15. Kern mit umgebendem Plasma. Ein Nukleolus mit centralem chromatischen Korn. 1 Uhr nachts fixiert. DELAFIELD. ZEISS, homog. Imm.  $\frac{1}{18}$  Oc. 1.

Fig. 16. Amöbe nach der Metamorphose. Nach dem Leben. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 17. Ebensolche Amöbe. DELAFIELD. LEITZ, Obj. 7 Oc. 3.

Fig. 18. Chromidialkörperchen mit öltropfenartigem Einschluß. DELAFIELD. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 18.

Fig. 19. Chromidialkörperchen, alle aus demselben Tier. DELAFIELD. ZEISS, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem zoologischen Institut der tierärztl. Hochschule in München.)

## Über *Eimeria subepithelialis* n. sp.

Von

Dr. Th. Moroff und Dr. J. Fiebiger.

(Hierzu Tafel VIII.)

---

Coccidien sind, wie bekannt, bei den verschiedensten Wirbeltieren als Erreger von Darmerkrankungen beschrieben worden. Bei Kaninchen erzeugen sie (*E. Stidae*) eine verheerende diphtherisch-nekrosierende Darmentzündung, bei Rindern die sog. rote Ruhr. Bei Hunden und Katzen verursachen sie (z. B. *E. bigeminum*) mitunter recht unangenehme senchenartige Erkrankungen. Mehrere Spezies sind auch bei Vögeln angegeben worden. Bei Kaltblütern wurden wiederholt Coccidien gefunden, so beim Salamander, beim Chamäleon etc.

Anch bei Fischen wurden einigemale Coccidien beobachtet. Ihr Vorkommen bei dieser Tiergruppe erwähnt zuerst BÜTSCHLI (1, p. 584), ohne jedoch eine nähere Beschreibung derselben zu geben. THÉLOHAN (12) war der erste, der eine ausführliche, von Abbildungen begleitete Beschreibung zweier Arten der Gattung *Eimeria* lieferte. Die eine Art, *E. gasterostei*, fand er in der Leber der Stichlinge, die andere, *E. sardinae*, in den Hoden und Samengängen der Sardine. Eine dritte, zu derselben Gattung gehörende Art beschrieb WIERZEJSKI (14) aus dem Darm des Karpfen. HOFER (3) hat sie mit dem Namen *E. Wierzejskii* belegt.

Die Beschreibung aller dieser Arten bezieht sich hauptsächlich auf die Cysten und Sporen, während der übrige Entwicklungsgang nicht verfolgt werden konnte. Viel besser ist die Lebensgeschichte

von bei anderen Tieren vorkommenden Eimeriaarten bekannt. Insbesondere ist dieselbe von *Eimeria Schubergi* durch die ausgezeichneten Untersuchungen SCHAUDINN's (9) in vollkommener Weise festgestellt worden. An der Hand dieser Monographie wurde es uns ermöglicht, einzelne Stadien unseres Coccidiums richtig zu deuten. Obwohl das uns zur Verfügung stehende Material nicht ansreichend war, konnten doch die Hauptphasen der Entwicklung festgestellt werden, wobei neben großen Übereinstimmungen mit den anderen Eimeriaarten auch manches Abweichende zutage gefördert wurde.

Zu den Untersuchungen wurde mit Ausnahme von Ausstrichen nur konserviertes Material verwendet.

Ein Teichbesitzer in Sachsen bemerkte unter seinem Karpfenbestande ein plötzlich auftretendes Sterben. Bei den an die biologische Versuchsstation für Fischerei in München eingesendeten Tieren wurde in mehreren Fällen Darmcoccidiosis konstatiert und daher dieser Befund als Todesursache angenommen. Das Material wurde konserviert und uns zur Bearbeitung überlassen. Da es trotz verschiedener Bemühungen nicht gelang, weiteres frisches Material zu bekommen und auch dazu für die nächste Zeit keine Aussicht besteht, entschlossen wir uns, die gemachten Beobachtungen zu veröffentlichen, obwohl dieselben manche Lücken aufweisen und zur völligen Klarstellung noch verschiedener Ergänzungen bedürfen.

Die bei den Coccidien bereits erprobte Technik hat sich auch in unserem Falle sehr gut bewährt.

Die Ausstrichpräparate wurden nach GIEMSA, die Schnittserien mit Hämatoxylin, nach RHUMBLER oder HEIDENHAIN etc. gefärbt. Die Hämatoxylinfärbung hat den Vorteil, besonders die jüngeren Stadien gut zu differenzieren, während die Tetrasporen sich nach RHUMBLER am besten färben.

### Schizogonie.

An unserem Material war die Schizogonie beinahe ganz abgelaufen; nur vereinzelt konnten wir zweifellose Endstadien dieser Vermehrungsweise beobachten. Gewöhnlich sind 8—11 schlanke, schwach sichelförmig gekrümmte, an beiden Enden fein zugespitzte Merozoiten um einen kirschkernähnlichen Restkörper meridional angeordnet. Sie teilen sich in zwei Hälften, welche mit ihren Spitzen an den entgegengesetzten Polen ziemlich eng zusammenlaufen, während sie in der Mitte interferieren, so daß jeder Merozoit nur mit dem

einen Ende bis zum zugespitzten Pol des Restkörpers reicht, mit dem anderen jedoch in ziemlicher Entfernung vom anderen Pole endet (Fig. 1). Die Merozoiten sind durch einen verhältnismäßig breiten Raum voneinander getrennt. Die Kerne befinden sich in dem den Polen zusehenden Drittel, also alternierend immer in den zusammenlaufenden Enden (Fig. 1).

Auf welche Weise die Kernvermehrung vor sich geht, und mit welcher der bekannten Arten sie übereinstimmt, läßt sich nicht sagen. Aus der Anordnung der Merozoiten ist jedoch zu entnehmen, daß die Entwicklung nicht ganz wie bei *E. Schubergi* oder *E. Stidae* vor sich geht, da bei diesen, insbesondere bei der ersteren Form, die Merozoiten mit ihren verjüngten Enden einem verhältnismäßig kleinen Restkörper aufsitzen, mit den freien Enden jedoch, ähnlich wie Blumenblätter einer Sonnenblume, radiär nach allen Richtungen ausstrahlen. In dieser Beziehung weist unsere Form eine Ähnlichkeit mit *E. salamandrae* und *E. falciformis* auf, unterscheidet sich aber von denselben durch die viel schlankere Gestalt der Merozoiten. Messungen ergaben für die Merozoiten unserer Form eine Länge von  $8\ \mu$  und eine Breite von  $0,5\text{--}1,0\ \mu$ .

### Entwicklung der Mikrogameten.

Die Entwicklung der Mikrogameten konnte in unseren Präparaten relativ am besten verfolgt werden, da sich eine große Anzahl von Stadien vorfand, welche sich nahezu lückenlos aneinander reihen ließen. Wie es scheint, spielt sich auch dieser Vorgang nicht ganz auf dieselbe Weise ab, wie bei *E. Schubergi*, denn bereits bei den allerjüngsten Stadien, die wir zu Gesicht bekamen, war im Plasma des Parasiten Chromatin in ziemlicher Menge vorhanden, was sich in der Färbbarkeit des ganzen Coccidiums manifestierte. In diesem Stadium stellt der Parasit ein rundes oder ovales,  $8\text{--}9\ \mu$  großes Gebilde dar, das seiner Größe nach erst seit kurzer Zeit seine freie Beweglichkeit verloren zu haben scheint. Infolge des frühen Auftretens von Chromatin im Zelleib kann man auch bei diesen allerjüngsten Stadien eine Netzstruktur nicht gut sehen (Fig. 2). Während des ganzen Mikrogametenwachstums tritt immer mehr Chromatin aus dem Karyosom heraus. Zuerst verteilt sich dasselbe im Kern selbst, später wandert es von dort in Form von größeren oder kleineren Körnchen durch die Kernwand in das Protoplasma des Zelleibes. Diese Ausbreitung wird immer dichter und das Gebilde dadurch für die Farbstoffe empfänglicher. Zugleich verwischt sich der Kontur



des Kernes und ist von dem übrigen Protoplasma nicht mehr differenzierbar, während der Kontur des Karyosoms noch deutlich sichtbar ist. Dies tritt ein, wenn die chromatische Substanz im Plasma so stark wie im Kern selbst verbreitet ist (Fig. 3).

Die Vermehrung der chromatischen Substanz geht noch weiter vor sich, so daß schließlich das ursprüngliche Protoplasma scheinbar durch Chromatin ersetzt ist (Fig. 4). Auf dieser Stufe beginnt das Chromatin sich zu ballen, d. h. sich in eine große Menge von Klümpchen (Attraktionszentren) zu verdichten, wodurch allmählich wieder das Protoplasma chromatinlos wird und seine Färbbarkeit zum Teil einbüßt. Diese Attraktionszentren sind anfangs ziemlich gleichmäßig durch die ganze Zelle verteilt (Fig. 5). Später sammeln sie sich mehr an der Peripherie derselben an, wir finden sogar, wenn auch ziemlich selten, Gebilde, in welchen das Innere ziemlich frei ist von solchen Chromatinklümpchen (Fig. 6). Allmählich nehmen dieselben eine mehr sichelförmige Gestalt an. Bei der Weiterentwicklung werden sie immer schlanker, kommaähnlich (Fig. 7), sie nähern sich der Gestalt der bei *Eimeria Schubergi* beschriebenen Mikrogameten. Geißeln konnten bei dem Mangel an frischem Material nicht beobachtet werden. Die Zahl dieser Elemente ist im Vergleich zu *Eimeria Schubergi* enorm groß. Das Protoplasma dieser Mikrogametocyten ist bald wirr von ihnen durchsetzt, bald findet sich eine haarschopfähnliche Anordnung, wie sie WASILIEWSKY (13) Taf. II Fig. 13 für *Eimeria Stidaei* abbildet, mit welcher sich überhaupt manche Berührungspunkte konstatieren lassen. Hinsichtlich der Größe der Mikrogameten hält unsere Form ziemlich die Mitte zwischen *E. Schubergi* und *E. Stidaei*; sie sind 8–9  $\mu$  lang, die Dicke derselben überschreitet kaum 0,4  $\mu$ . Diese Entwicklung spielt sich vollständig in der Wirtszelle ab. Entsprechend dem Wachstum des Parasiten ist dieselbe bald vollständig von ihm ausgefüllt und ihr Kern als plattgedrücktes Gebilde an der Peripherie nachweisbar. Hier und da ist die Zellmembran geplatzt, und die Mikrogameten ergießen sich wie Bakterien weit in die Umgebung und zwischen die Nachbarzellen. Aus dieser Darstellung ist zu ersehen, daß die Chromatinvermehrung im Gegensatz zu anderen Formen sehr früh beginnt und mit dem sukzessiven Wachstum der Mikrogametocyten gleichen Schritt hält. Dabei verteilt sich das ausgetretene Chromatin gleichmäßig im ganzen Protoplasma. Zur Bildung der Mikrogameten rückt die Chromatinsubstanz nicht an die Peripherie der Zelle, sondern bleibt auch weiterhin gleichmäßig in der Zelle verteilt, wo auch die Attraktionszentren auftreten. Erst

später rücken die Mikrogameten mehr an die Peripherie, jedoch nicht in dem Maße wie bei *E. Schubergi*, so daß ein großer Teil der ausgebildeten Mikrogameten noch in dem inzwischen ziemlich aufgelockerten Restkörper eingebettet sind (Fig. 7). Es wird, entsprechend der großen Zahl der Mikrogameten, welche bei unserer Form zur Ausbildung gelangen, auch viel mehr Chromatin ausgebildet. Ob aber dasselbe seine Entstehung anschließend dem Karyosom verdankt, oder ob das bereits ins Plasma ausgetretene Chromatin, etwa durch Teilung der Körnchen, eine Vermehrung erfährt, ist nicht zu entscheiden.

### Makrogametocyten.

Ganz junge Makrogametocyten kann man von den männlichen Geschlechtszellen nicht unterscheiden. Eine Differenzierung tritt, wie bei den anderen Eimeriaarten, auch hier erst später ein, wenn die Reservestoffkörnchen gebildet werden. Obwohl Anhaltspunkte vorhanden sind, welche darauf hindeuten, daß auch die Entwicklung der Makrogameten Abweichungen zeigt, konnten wir aus den früher angeführten Gründen darüber nicht vollkommen ins Klare kommen. In unserem Material fehlen insbesondere die mittleren Entwicklungsstadien. Die vorgeschrittenen Stadien haben eine ellipsoide Gestalt, ihr Kern ist entweder ganz rund und vom übrigen Protoplasma deutlich abgegrenzt, oder er hat seine scharfe Begrenzung verloren und sendet kurze, pseudopodienähnliche Fortsätze ins Zellplasma aus. Das Karyosom ist immer deutlich in seiner Mitte oder peripher gelagert zu sehen (Fig. 8). Die meisten weisen außerdem noch, im Plasma verteilt, mehrere ziemlich große Chromatinkörnchen auf. Die Zahl derselben ist verschieden. In manchen Zellen finden sich deren 2, in den meisten (Fig. 9) 3—4, sehr oft auch 5 Kerne. In allen diesen Fällen ist das Karyosom im Kern als scharf umschriebenes, stark gefärbtes Körperchen zu sehen (Fig. 8 u. 9).

Beim Anblick dieser Chromatingebilde könnte man auf die Vermutung kommen, daß es sich, wie bei *Cyclospora caryolytica* um Reduktionskörper handelt; ihre große Zahl und ihre im Verhältnis zum Kern kolossale Größe läßt jedoch eine solche Deutung nicht ohne weiteres zu. Wir wissen andererseits wieder, daß bei *Cyclospora caryolytica* bei der Befruchtung mehr als ein Mikrogamet in den reifen Makrogametocyten eindringt. Von den eingedrungenen Mikrogameten vereinigt sich beim engeren Befruchtungsakt nur ein Mikrogamet mit dem weiblichen Kern; die

übrigen, samt den Reduktionskernen, liegen zuerst ein Zeitlang im Protoplasma zerstreut, werden dann allmählich resorbiert und als Nahrung verwendet. Wir könnten daher auch in unserem Fall einen Teil der Chromatinklumpen als eingedrungene Mikrogameten, den anderen als Reduktionskörper betrachten. Dieser Auffassung widerspricht jedoch die Beobachtung, daß beinahe in allen diesen Fällen die Beschaffenheit des Kerns auf keine vorausgegangene Befruchtung hindeutet. Es könnte sich auch um degenerierte, nicht mehr normal sich entwickelnde Makrogametocyten handeln, deren Kerne — oder vielmehr deren Reduktionskörper — infolgedessen viel mehr Teilungen eingehen, als der Norm entspricht. Wenn man andererseits bedenkt, auf wie mannigfache Art und Weise die Reduktion der chromatischen Substanz des Kerns innerhalb der Coccidiengruppe vor sich geht, ja daß sogar in der Gattung *Eimeria* (*E. Schnbergi* und *E. lacazei*) selbst das Endresultat, d. h. die Reduktion auf verschiedenen Wegen erzielt wird, ist die oben geäußerte zweite Vermutung nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, ja sogar als die wahrscheinlichere zu betrachten, um so mehr als SCHAUDINN einen ähnlichen Vorgang bei *Cyclospora caryolytica* beschrieben hat. In Fig. 10 ist ein Makrogamet während der Befruchtung gezeichnet, bei welchem der spindelförmige Kern mit dem darauf liegenden Mikrogameten noch deutlich zu beobachten ist. Außerdem sind in der Nähe der Spindel zwei Chromatinkörper (Reduktionskörper?) zu sehen. Am Makrogametocyten ist sogar noch die kleine, trichterförmige Einsenkung, in welcher der Mikrogamet eingedrungen war, sichtbar. Untersuchungen an frischem Material könnten in diesem Punkte, insbesondere über die Prozesse die sich im Kern während der Reifung abspielen, Klarheit bringen.

### Sporocysten.

Nach der Befruchtung, welche in der gewöhnlichen Weise vor sich zu gehen scheint, teilt sich der Kern in vier Stücke, welche die Centren der Sporulation bilden. Während dieses Prozesses wird die Hülle ausgeschieden, welche der Färbung des Inhalts großen Widerstand entgegensetzt. Das Protoplasma schnürt sich (Fig. 12) in vier Partien zu Kugeln ab, wobei ein Restkörper zwischen denselben erhalten bleibt. Diese Kugeln nehmen durch Streckung eine längsovale Gestalt an. Sie sind dann doppelt so lang wie breit. Diese Sporoblasten differenzieren sich dann weiter. Es bilden sich zwei Sporozoiten, die in ihrem Bau nicht wesentlich von den bekannten Formen abweichen. Sie sind sanft gebogen, haben ein

dickeeres und ein dünneres Ende und werden voneinander durch einen länglichen Restkörper getrennt. Sie sind 15–16  $\mu$  lang und 1,5–2,0  $\mu$  breit. Die reife Sporocyste hat eine länglich ovale Gestalt. Sie mißt 15  $\mu$  in der Länge und 8  $\mu$  in der Breite. Ihre Kapsel ist ziemlich stark, jedoch nicht überall gleichmäßig dick. Die größte Stärke erreicht sie entweder an den beiden stark abgerundeten Enden; dann ist sie an den Seiten verhältnismäßig dünn (Fig. 13a), oder sie ist an den Seiten am dicksten, dann sind die abgerundeten Enden sehr dünn (Fig. 13b). Übergänge sind vorhanden. Die reife Oocyste besitzt einen Durchmesser von 18–21  $\mu$ .

### Pathologisch-anatomisches Bild. (Fig. 15.)

Der Fundort der Parasiten sind in unserem Falle bis erbsengroße Knoten in der Darmwand, welche sich über das Niveau der Schleimhaut vorwölben. Dort wo die Herde sind, ist die Darmwand durchscheinend. Der histologische Aufbau des Darmes unterscheidet sich von dem der höheren Wirbeltiere in einigen wesentlichen Punkten. Vor allem fehlen die Zotten des Dünndarms, dagegen sind durchwegs LIEBERKÜHN'sche Krypten vorhanden. Mitunter (bei den Cyprinoiden) ist auch keine Scheidung zwischen Magen und Darm vorhanden, sondern der Aufbau des ganzen Darmrohres ist ein einheitlicher. Wir sehen eine einzellige Schicht von langen Cylinderepithelien, der Kern ist an die Basis gerückt und das freie Ende meist mit einem mächtigen Schleimpfropf ausgestattet, wie wir ihn, jedoch seltener und kleiner bei den Becherzellen der höheren Wirbeltiere sehen. Diese Epithellage kleidet natürlich auch die Krypten aus, wo die Schleimpfröpfe ganz besonders mächtig entwickelt sind. Die Basis der Epithelzellen ruht der Basalmembran auf, welche als dünnes, hier und da mit Kernen versehenes Häutchen den Einbuchtungen des Epithels folgt. Der Raum zwischen den Krypten wird durch das Bindegewebe der Mukosa, der Tunica propria, ausgefüllt. Diese Lage besteht aus sehr kernreichem, retikulärem Bindegewebe, welches dicht mit lymphoiden Zellen gefüllt ist und den ganzen Raum zwischen Epithel und Muskelhaut einnimmt. Es fehlt daher die Muscularis mucosae und somit auch eine abgegrenzte Submukosa. Die Muskelhaut besteht so wie bei den höheren Wirbeltieren aus einer Ring- und einer Längsmuskelschicht. Bemerkenswert sind die auch in der normalen Schleimhaut vorkommenden Pigmentklümpchen zwischen den Epithelzellen.

Das histologische Bild eines Knotens ist folgendes: Wir sehen die normale Struktur der Schleimhaut verwischt. Die dem Darm-

lumen zugekehrte Epithelschicht ist wohl erhalten, allein die Krypten sind verschwunden. Mitunter sieht man die Form der Schläuche angedeutet, allein die Cylinderzellen sind mit Jugendstadien des Parasiten angefüllt. Die Hauptmasse des Knotens wird jedoch durch eine nesterartige Anhäufung der Coccidien im Sporocystenstadium in der Subepithelschichte, also der Tunica propria gebildet. Der ganze Raum zwischen der Epithellage und der Muskularis wird streckenweise von denselben ausgefüllt. Am Rande der Knoten, wo die Drüenschläuche noch erhalten sind, folgen sie sogar dem Bindegewebe zwischen denselben. Nur hin und wieder sehen wir eine Sporocyste innerhalb der Epithelschichte, die sich gleichsam zwischen den im übrigen intakten Zellen zur Oberfläche hindurchdrängt. Nach den bisherigen Angaben ist dies eine auffallende Tatsache.

Allerdings wurde bereits früher das Vorkommen von *E. bigeminum* im subepithelialen Gewebe konstatiert. WASILEWSKY (13) erhebt jedoch für diese *Eimeria*form Einwendungen und stellt das angegebene Vorkommen in Abrede. SCHAUDINN war es, der mit Sicherheit für *Cyclospora caryolytica* das Übergreifen in die unmittelbar unter dem Epithel liegende Submukosa konstatierte. Diese Schicht wird jedoch nur bei starker Infektion befallen, und die Parasiten bleiben nur während des Wachstums darin; zur Befruchtung und Sporulation fallen sie aus den Wirtszellen in den Darmtrakt heraus.

Wir finden also, daß die Entwicklung im subepithelialen Gewebe einen Gegensatz zu den übrigen *Eimeria*formen darstellt. Auffallend ist die Tatsache, daß überhaupt der ganze Entwicklungsprozeß, also auch die Sporulation sich im Bereich des Gewebes abspielt, während bei den anderen Formen ein großer Teil des Entwicklungszyklus, zum mindesten die Sporulation, nach der Ausstoßung aus dem Gewebe vor sich geht. Allerdings waren einige Sporocysten in den äußersten Epithellagen zu sehen, von wo sie jedenfalls in kurzer Zeit in das Darmlumen durchgetreten wären, allein das Gros der Elemente ist in der Bindegewebslage in der Epithelschicht angehäuft.

METZNER (6) hat auf experimentellem Wege festgestellt, daß für *E. Stidae* hauptsächlich der Mangel an Sauerstoff die Sporulation innerhalb der Wirtszelle verhindert.

Da bei unserer Form dies jedoch gerade der Fall ist, so ist anzunehmen, daß unsere Form auch bei Sauerstoffmangel normal sich zu entwickeln imstande ist.

# Literaturverzeichnis.

- 1 BÜTSCHLI, O.: BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreiches Bd. I. Protozoa.
- 2 DOFLEIN, FR.: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1901.
- 3 HOFER, B.: Handbuch der Fischkrankheiten. München 1904.
- 4 LABBÉ, A.: Sporozoa. 5. Lieferung aus „Das Tierreich“. Berlin 1899.
- 5 LÜHE, M.: Die Coccidienliteratur der letzten vier Jahre. in: Zool. Centralbl. X. Jahrg. 1903.
- 6 METZNER, R.: Untersuchungen am Coccidium cuniculi. I. Teil. in: Arch. f. Protistenk. Bd. II.
- 7 PÉREZ, CH.: Le cycle évolutif de l'Adelina mesinili, Coccidie coelomique parasite d'un Lépidoptère. in: Arch. f. Protistenk. Bd. II 1903.
- 8 SCHAUDINN, F.: Der Generationswechsel der Coccidien und Hämosporidien. Eine Zusammenfassung der neueren Forschungsergebnisse. in: Zool. Centralbl. VI. Jahrg.
- 9 —: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XII 1900.
- 10 —: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica SCHAUD., der Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs. in: Arb. d. kaiserl. Gesundheitsamts Bd. XVIII 1902.
- 11 SCHUBERG, A.: Die Coccidien aus dem Darm der Maus. in: Verhandl. d. naturh. Vereins zu Heidelberg (N. F.) Bd. 5.
- 12 THELOHAN, P.: Sur deux Coccidies nouvelles parasites de l'épinoche et de la sardine. in: Annales de la Micrographie Bd. II 1890.
- 13 WASILEWSKY, TH. VON: Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. I. H. Leipzig 1904.
- 14 WIERZEJSKI, A.: Über Myxosporidien des Karpfens. in: Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau 1898.

Hier sind die wichtigsten Werke angegeben; über die ausführliche Literatur siehe SCHAUDINN, LÜHE und WASILEWSKY.

# Tafelerklärung.

## Tafel VIII.

- Fig. 1. Ein ausgebildeter Schizont. Vergr. 3500:1.  
 Fig. 2—6. Verschiedene Stadien von Mikrogametocyten.  
 Fig. 7. Mikrogametocyt mit reifen Mikrogameten. Frei gezeichnet.  
 Fig. 8—9. Makrogametocyten. ZEISS Mikr., Immers. 2 mm, Komp. Ok. 12.  
 Fig. 10. Kernverschmelzung des männlichen und weiblichen Kernes.  
 Fig. 11—12. Teilung der Zelle in vier Sporoblasten. ZEISS Mikr., Immers. 2 mm, Komp. Ok. 18.  
 Fig. 13a, 13b. Reife Sporocysten. ZEISS Mikr., Immers. 2 mm, Komp. Ok. 18.  
 Fig. 14. Schnitt durch die Submukosa mit einer starken Infizierung. ZEISS Mikr., Immers. 2 mm, Komp. Ok. 8.  
 Fig. 15. Photogramm eines Schnittes bei schwacher Vergrößerung.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Observations sur les Amibes à pellicule.

Par

E. Penard (Genève).

(Avec 20 figures en texte.)

Les organismes dont il sera question dans les pages qui vont suivre pourraient, à la seule exception de l'*Amoeba vesiculata*, être tous envisagés comme se rapportant à l'*Amoeba verrucosa* de EHRENBORG et des anciens auteurs en général. Cette dénomination, cependant, présente en elle-même quelque chose de vague; telle que l'a comprise EHRENBORG, l'*A. verrucosa* concerne certainement plusieurs amibes distinctes; si l'on considère en outre les pages que DUJARDIN, PERTY, CARTER et bien d'autres encore, ont consacrées à ce qu'ils appelaient *A. verrucosa*, on ne peut s'empêcher de reconnaître que sous ce titre on a décrit non-seulement l'*A. verrucosa* typique, mais d'autres Amibes encore, même l'*A. proteus* cependant bien différente.

En 1866 GREEFF décrivit avec de nouveaux détails, sous le nom de *Amoeba terricola*, un organisme qui n'est autre sans doute que l'*A. verrucosa* de EHRENBORG, mais qui ne l'est que in parte, et qui nous est alors indiqué avec des caractères bien précis. En 1891, le même auteur subdivise enfin cette même *A. terricola*, qui plutôt qu'une forme spécifique devient un type, en cinq espèces différentes, *A. terricola*, *A. similis*, *A. sphaeroneucleolus*, *A. fibrillosa* et *A. alba*. Toutes ces espèces forment alors un groupe spécial, caractérisé par la possession d'une véritable membrane ou pellicule, très-fine, qui enveloppe l'organisme de toutes parts, et c'est de ce groupe, que l'on pourrait appeler groupe des „Amibes à pellicule“, que je voudrais parler aujourd'hui.

Les études que j'ai poursuivies dans ces derniers temps, et qui dans l'origine avaient simplement pour but de rechercher si l'*Amoeba alba* ne pourrait pas être ramenée à une forme plurinucléée de l'*A. terricola*, se sont peu à peu considérablement étendues, ont dévié dans une direction toute différente de celle que primitivement j'avais prise, et les résultats de cette étude me paraissent aujourd'hui dignes de quelque intérêt. Ce mémoire sera divisé alors en deux parties distinctes, l'une systématique, qui n'est qu'accessoire et sera renvoyée à la fin, et l'autre physiologique, plus importante, qui traite de l'*A. terricola*. Disons tout de suite également que l'*A. terricola* telle que GREEFF l'a comprise en dernier lieu doit être encore, à mon avis, subdivisée en deux espèces, *A. terricola* „sensu stricto“, et *A. papyracea* sp. nov.; c'est de l'*A. terricola* qu'alors il s'agira plus spécialement ici.

### 1<sup>re</sup> Partie. *Amoeba terricola* GREEFF 1866 l. p.

#### 1. Pellicule d'enveloppe.

L'*Amoeba terricola* habite normalement les mousses, et si parfois on la trouve en pleine eau, c'est là un fait qu'il faut considérer comme exceptionnel. En rapport avec cet habitant spécial, qui fait de cet organisme un être pour ainsi dire aéricole, cette Amibe présente des traits d'organisation tout particuliers, dont le plus remarquable est la possession d'une membrane très-fine, à double contour, sous laquelle le plasma se trouve aussi effectivement protégé que s'il était entouré d'un kyste ou d'une enveloppe solide. C'est bien là une enveloppe, mais continue, à travers laquelle ne se montre aucune perforation, aucun pore qui pourrait mettre l'animal en communication avec le milieu ambiant; enveloppe souple, susceptible d'épouser toutes les déformations du corps, en même temps extrêmement résistante et presque impénétrable aux agents extérieurs. Cette résistance se montre de différentes manières: si par exemple l'Amibe est plongée dans une solution aqueuse de bleu de méthyle, et qu'on la transporte après un instant dans de l'eau pure, en déchirant l'animal on ne trouvera pas dans son plasma la moindre trace de coloration bleuâtre; dans une solution de carmin au borax suffisamment concentrée pour colorer vivement et en quelques minutes les noyaux de tous les autres protozoaires, après plusieurs heures le noyau de l'*A. terricola* ne montrera pas le moindre vestige de coloration, et il faudra attendre jusqu'au lendemain pour le trouver revêtu d'une teinte rosée.



Tout-à-fait remarquable est également la résistance de cette enveloppe au dessèchement: on sait que si l'on isole dans une minuscule goutte d'eau une Amibe ordinaire, *A. proteus* ou toute autre, ou bien une *Diffugia*, etc., au moment même, à la seconde pour ainsi dire, où la dernière parcelle d'eau vient à s'évaporer et où l'organisme se trouve à sec, tout se ratatine, se dessèche, meurt; mais si l'on prend une *Amoeba terricola*, et qu'à la loupe montée ou sous le microscope on surveille le dessèchement, l'on constate, non sans étonnement, que, tout le liquide étant évaporé, l'Amibe, comme une outre pleine, conserve encore pendant un temps relativement considérable son plasma limpide. D'abord gonflée et brillante, très-lentement elle se ride, et ce n'est qu'après trois minutes environ qu'on la voit à sec, comme une masse informe, écrasée, à laquelle on ne songerait guère à prêter la moindre vie. Mais déposez sur cette masse une goutte d'eau, et lentement aussi vous la verrez gonfler, reprendre vie, et après un quart d'heure toutes les fonctions sont normales, comme si rien n'était arrivé. Ajoutons que l'Amibe peut rester longtemps complètement à sec sans périr; j'en ai conservé ainsi pendant deux jours, isolées sur une lamelle, et après ce temps elles sont revenues parfaitement à la vie; mais alors ce retour à l'activité était plus long aussi, et durait plusieurs heures.<sup>1)</sup>

Il y a donc là des phénomènes curieux, et qui montrent de la part de cet organisme une adaptation toute particulière. Sur les vieux murs, par exemple, recouverts de mousses, la sécheresse doit se faire bien vite sentir dès que le soleil vient à briller; mais l'Amibe n'aura pas de peine à attendre la rosée de la nuit suivante.

D'autre part, la possession d'une enveloppe pelliculaire continue et imperméable oblige l'animal à recourir à des moyens tout particuliers pour capturer sa nourriture: sur le point de contact avec la proie, l'enveloppe s'invagine tout en se moulant sur l'objet capturé, puis la partie invaginée se resserre en arrière de ce dernier, prend la forme d'un tube, dont les parois peu à peu se soudent, et il ne

---

<sup>1)</sup> Tous les exemplaires ne supportent pas aussi bien la sécheresse absolue; certains d'entre eux n'ont résisté qu'un jour; mais il n'en est pas moins certain qu'il y a là un fait particulièrement intéressant, et qui dans la pratique peut être utile à connaître; envoyez par la poste, comme une simple préparation microscopique et sans précaution particulière, une lamelle sur laquelle vous aurez isolé et mis à sec une *A. terricola* (qui d'elle-même se sera collée au verre), et votre correspondant pourra le lendemain, après avoir remis de l'eau, étudier son Amibe sur le vivant.

reste qu'une sorte de pédoncule, lequel finit par se rompre; la proie se voit alors isolée dans l'intérieur de l'Amibe, comme une masse plus ou moins arrondie, entourée encore un instant d'une pellicule, qui n'est autre chose que la partie primitivement invaginée de l'enveloppe. L'Amibe a de cette façon capturé sa proie sans que son plasma interne ait en aucun moment été en contact vrai avec le milieu ambiant; le tube invaginé ne s'est en effet rompu que lorsque ses parois soudées l'avaient transformé en un pédoncule plein.

En 1902, je m'étais livré à des expériences sur l'invagination de la pellicule, artificiellement provoquée par perforation ou déchirement partiel de l'enveloppe. Lorsque, disais-je, la blessure est peu grave, qu'il se produit une simple perforation ou une ouverture de peu d'étendue, la pellicule s'invagine immédiatement, forme un tube rentrant dont l'ouverture elle-même, plongée dans le plasma, est bien vite fermée d'une sorte de bouchon protoplasmique, puis ce tube se resserre, soude ses parois, se coupe en son milieu, et bientôt

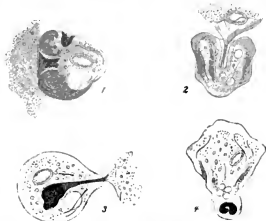


Fig. 1. *Amoeba terricola*. Invagination après déchirure. — Fig. 2. Invagination avec formation du double tube; le noyau a été expulsé par la déchirure. — Fig. 3. Le tube invaginé a sondé ses parois et est près de se couper, pour laisser à l'intérieur une masse fortement colorée en violet. — Fig. 4. La masse violette provenant d'invagination est isolée dans le plasma; l'animal va bientôt s'en débarrasser.

tout revient à l'état normal; la blessure ne se voit plus. Tout cela est exact; mais mes observations étaient moins précises pour ce qui concernait des blessures considérables, un déchirement de l'enveloppe suffisant pour laisser une ouverture béante d'un diamètre qui pouvait

arriver à égaler celui de l'organisme lui-même; l'enveloppe, disais-je, se resserre alors, s'étrangle en arrière de la blessure comme un sac qui se fermerait de lui-même, et la partie déchirée, loin de s'invaginer, reste inerte au dehors. Le phénomène ne se passe en réalité pas tout-à-fait d'une manière aussi simple; il se produit, là encore, une invagination, sous la forme d'abord d'une rainure circulaire, laquelle se creuse toujours plus, et bientôt on voit un tube qui pénètre dans le plasma, mais alors un tube double, dont l'interne plus étroit n'est que la continuation de la partie de l'enveloppe déchirée et restée inerte au dehors (fig. 2); bientôt ce tube se coupera lui-même, et l'amibe partira en laissant derrière elle une portion de son enveloppe primitive, avec le plasma sorti par la blessure.

Mes observations de cette année sur l'invagination de la membrane pelliculaire après déchirement ont été accompagnées d'expériences sur la coloration de cette membrane par le bleu de méthyle, et m'ont fourni alors quelques résultats sur lesquels je voudrais insister un instant:

Si l'on dépose sur une *Amoeba terricola* une goutte de bleu de méthyle, en solution aqueuse, l'enveloppe, comme nous l'avons vu plus haut, se teint immédiatement d'une couleur intense; mais alors, en retirant le méthyle pour le remplacer par de l'eau claire on voit que la couleur acquise par la pellicule n'est pas le bleu, mais le violet, un beau violet améthyste plus ou moins foncé.<sup>1)</sup> Peu à peu cependant l'Amibe, qui ne paraît nullement souffrir de son bain forcé, et reprend bien vite son activité normale, se décolore; la teinte améthyste, sans du reste tourner aucunement au bleu, devient toujours plus faible, et finit, après deux heures environ, par disparaître complètement; bien qu'aucun atome de couleur n'ait traversé la membrane pour passer dans le plasma, l'enveloppe elle-même s'est décolorée dans l'eau; mais, pendant le temps qu'a duré la coloration, on a pu faire quelques observations, et se livrer à des expériences qui ne sont pas dépourvues d'intérêt:

Les régions antérieures de l'Amibe, qui s'étalent sur le substratum, se voient bientôt plus claires que les autres; les régions postérieures, généralement plissées, sont plus foncées; les lignes de plissement, où la pellicule se présente à la vue sur plusieurs épaisseurs, sont plus foncées également; en outre, et c'est là un point

<sup>1)</sup> GRUEFF s'est déjà servi du méthyle, mais n'en parle que d'une manière tout-à-fait générale; il est curieux, par exemple, que l'attention de l'auteur allemand n'ait pas été attirée sur cette teinte améthyste.

sur lequel nous aurons à revenir, il semble, assez souvent, s'opérer une sorte de sélection pour la couleur, celle-ci tendant à abandonner les régions antérieures pour se concentrer en arrière. Lorsque la coloration a été particulièrement intense, et s'est effectuée sur un individu fortement plissé en arrière, et mieux encore lorsque cette région postérieure portait à sa surface, au moment du bain de méthyle, quelques fragments agglutinés, il s'effectue dans cette région une concentration de couleur toute particulière et relativement rapide; puis cette région s'invagine, comme si l'animal avait conscience d'une proie à capturer, et la partie invaginée pénètre toujours plus profondément dans l'intérieur, pour finir par former un moignon, coloré en un violet intense, arrondi, ou lobé, ou même entortillé ou cycloïde, et qui n'est plus relié avec l'extérieur que par un pédoncule. Enfin le pédoncule se coupe, l'amibe s'arrondit, et le moignon se voit isolé et noyé en plein plasma. Nous avons vu plus haut que l'Amibe passée au méthyle se décolore assez vite et complètement; mais la partie invaginée, elle, ne se décolore pas; la boulette est violette et reste violette, pendant des journées entières, sans pâlir, et sans colorer non plus le plasma dans lequel elle est plongée. Quelquefois, et le cas est très-rare, cette boulette est après un certain temps, 24 heures par exemple, éliminée, expulsée au dehors comme un produit de rebut (fig. 4, où l'animal se dispose à expulser sa boulette); bien plus souvent elle reste enfermée dans le plasma qu'elle ne quitte plus. Mais alors il peut se passer différents phénomènes, dont je ne puis mieux donner une idée qu'en reproduisant l'odyssée d'une Amibe particulièrement étudiée sous ce rapport :

Coloré fortement à  $9^h \frac{1}{4}$  du matin, le 3 mars, à  $10^h \frac{1}{2}$  cet individu montrait une belle invagination violette, tandis que l'enveloppe elle-même s'était déjà complètement décolorée; à  $11^h \frac{1}{2}$  le pédoncule interne s'était coupé, et l'on n'avait plus sous les yeux qu'une Amibe ordinaire, mais renfermant dans son intérieur une masse lisse d'un beau bleu violet ou améthyste. Le 4 mars, à  $9^h$  du matin, la masse s'était fragmentée en une quarantaine de grains, sans forme précise ou arrondis, d'un beau bleu améthyste également, qui circulaient partout dans le plasma, mais sans s'éteindre sur ce dernier. Le 5 mars, à  $9^h$  du matin, tous les grains s'étaient rassemblés, et se voyaient noyés dans une seule masse ronde, entourés d'une couche • mucilagineuse arrondie; le plasma de l'Amibe était, par places très-légèrement teinté de bleu pur. Du 5 au 9 mars, la masse s'était de nouveau rompue, les grains se voyaient pour la plupart disséminés, et revêtaient une teinte d'un bleu foncé tirant sur le violet; le 9 mars

les grains, toujours plus émiettés, se voyaient noyés par petits paquets dans des boulettes de plasma d'un bleu de méthyle trèsclair, sans aucun mélange de violet (fig. 5); ils avaient donc déteint, et coloré faiblement les boulettes; mais eux-mêmes restaient très-foncés, alors d'un bleu violacé; quant au plasma même de l'Amibe, il était redevenu incolore, comme si les boulettes avaient repris pour elles la légère



Fig. 5. Boulette avec grains fortement colorés. — Fig. 6. Grosse masse ronde avec particules émiettées. — Fig. 7. a) Boulette grise caractéristique; b) Formation de la tache centrale; c) La tache centrale se ramasse sur elle-même; d) La tache s'est fragmentée en grains; e) Les grains sortent de la vésicule; f, g, h, i) Evolution de la vésicule vidée.

coloration qu'on y voyait le 5 mars. Le 12 mars, toutes les boulettes colorées s'étaient concentrées en deux masses, d'un bleu très-clair, et renfermant chacune une immense quantité de particules extraordinairement petites, allongées ou vermiculaires, qui donnaient vaguement aux boules l'apparence que présente la surface d'une coquille de *Lecquereusia* (fig. 6). Enfin le 13 et le 14 mars, les boules se décoloraient peu à peu, en même temps que l'Amibe malade restait apathique et sans déformations bien accusées.

J'ai contrôlé ces expériences sur un assez grand nombre d'individus, et ces contrôles ont fourni des résultats variables dans les détails, mais qui dans leur généralité permettent de formuler les conclusions suivantes: Les boulettes invaginées gardent des jours entiers leur coloration violette, puis la teinte revient faiblement au bleu, en même temps qu'un peu de couleur, franchement bleu de méthyle, se répand dans le plasma dont elle attaque les divers éléments figurés („Granules élémentaires“ de GREEFF, noyau, etc.); les grosses boules invaginées peuvent se fragmenter, et les fragments

s'émietter en s'entourant d'un mucilage qui se colore légèrement en bleu pur, sans mélange de violet. Le violet est particulier à la membrane seule, et si les boulettes restent violettes c'est qu'elles étaient à l'origine constituées en partie par la substance même de la membrane, et qu'elles gardent cette substance très-longtemps. Quant à la raison pour laquelle la pellicule d'enveloppe devient violette par le méthyle, et non pas bleue, elle reste pour moi inexplicable; si cette pellicule possédait de sa nature une nuance légèrement rougeâtre, il n'y aurait là qu'un mélange du rouge et du bleu; mais cette pellicule est absolument incolore; on pourrait se demander si le méthyle ne décèlerait pas une coloration rouge, qui existerait en réalité mais si faible que nos yeux ne peuvent la percevoir? Ajoutons que l'*Amoeba terricola* n'est pas le seul organisme que le méthyle colore en violet; parmi les différents protozoaires qui se trouvaient mêlés à mes récoltes, plusieurs ont immédiatement pris cette teinte améthyste particulière.

Les observations qui viennent d'être rapportées concernent des individus non blessés, sur lesquels l'invagination s'est produite pour ainsi dire de son plein gré, et les cas de ce genre sont rares. Il est par contre facile de répéter ces mêmes expériences sur des individus dont par une brusque pression sur le couvre-objet on a fait éclater la membrane. La blessure se referme alors, en même temps que se produit l'invagination caractéristique (fig. 1, 3). Lorsque la déchirure est forte, et s'est effectuée sur un exemplaire plongé lui-même dans le méthyle, la teinture bleue peut pénétrer en grande quantité dans le plasma, colorer vivement l'intérieur et plus particulièrement le noyau, et l'animal meurt; mais si la déchirure est faible, et que le méthyle soit très-rapidement remplacé par de l'eau claire, il ne pénètre à l'intérieur qu'une très-petite quantité du liquide colorant, et les fonctions vitales ne sont nullement compromises. La coloration s'attaque alors surtout aux petites boulettes caractéristiques („Elementargranula“ de GREEFF) qui constamment se trouvent dans le plasma, et les revêt d'un bleu pur de méthyle, sans trace de violet; ces boulettes peuvent alors rester colorées de longs jours. On peut même faire à cet égard des expériences assez curieuses; c'est ainsi qu'il m'est arrivé de prendre un individu dont l'enveloppe, après avoir été soumise au méthyle puis déchirée et refermée, possédait dans son intérieur un certain nombre de petites boulettes colorées directement par le réactif; puis de recolorer fortement cet individu, de le retransporter dans l'eau claire et de provoquer une nouvelle invagination de la membrane violette; la partie

invaginée, alors, après avoir passé par toutes les phases plus haut décrites, finit par être représentée par une demi-douzaine de fragments libres dans le plasma; c'était alors un spectacle assez curieux que de voir, dans l'intérieur de cette Amibe parfaitement bien portante et lancée dans une marche rapide, circuler des boulettes bleues, mêlées à d'autres d'un violet améthyste, très-nettement distinctes des premières. Si, d'autre part, on prend un individu qui, coloré plusieurs jours auparavant, renferme dans son intérieur des boulettes provenant d'invagination, puis qu'on le repasse au méthyle en provoquant une deuxième invagination, les boulettes de nouvelle génération se distingueront des autres par une teinte plus franchement violacée; les premières, en effet, ont, mais après quelques jours seulement, acquis une coloration qui peut être qualifiée de bleu de Prusse, bien que tirant encore sur le violet.

Ces expériences ont leur intérêt, en ce qu'elles mettent en lumière les phénomènes qui se passent après l'ingestion des proies; on sait que l'*A. terricola* se voit toujours plus ou moins remplie de petites masses protoplasmiques, au centre desquelles on trouve des granulations ou particules inertes; ces particules peuvent alors être mises en corrélation avec ces granulations violettes produites par l'expérience, et montrer que l'Amibe réduit ses proies en miettes, puis empâte ces miettes dans une boulette de plasma qui les empêchera de nuire. L'*A. terricola*, en effet, pour se débarrasser des déchets de nourriture, en forme, la plupart du temps, au préalable un gros paquet, qu'elle renvoie tout à la fois et qui se détache en entraînant avec lui une portion de l'enveloppe; peut-être alors, pendant le temps assez long qui se passe avant que le paquet soit assez volumineux pour être éliminé, est-il besoin d'une substance qu'on pourrait qualifier d'antiseptique, et qui pénétrerait les boulettes. Dans les pages qui vont suivre, nous aurons l'occasion de revenir sur le sujet.

## 2. Plasma.

L'*Amoeba terricola* se distingue des autres Amibes en premier lieu par la possession d'une pellicule d'enveloppe; elle n'est diffère pas moins nettement par la nature particulière de son plasma. Si l'on prend une Amibe ordinaire, *A. proteus*, *nobilis*, *limax* ou toute autre, et qu'on la divise en plusieurs parties, on verra les fragments séparés, s'ils ne sont pas trop petits, se mettre en boule, puis s'allonger, se déformer, et se condenser en somme pendant quelque temps comme de petites Amibes; le même phénomène se produira

sur un pseudopode détaché par exemple d'une Diffugie (*D. pyriformis*, *urceolata*, etc.). Avec l'*Amoeba terricola*, il n'en est pas ainsi: lorsque par un coup brusque porté sur le couvre-objet on déchire l'enveloppe et que par la déchirure il s'échappe une partie du contenu, cette portion du plasma arrivée au dehors est perdue pour toujours; non-seulement elle est incapable de rentrer dans le corps lorsque la blessure se fermera, mais elle restera parfaitement inerte, comme une masse à contours indécis, poussiéreuse, où l'on ne peut pas faire de distinction en ectoplasme et endoplasme; masse incapable de s'arrondir, et que l'Amibe abandonnera derrière elle après coupure du pédoncule invaginé dont il a été parlé au chapitre précédent (fig. 2, 3). Mais ce plasma lui-même, éliminé par la déchirure, n'est pas sans mériter quelque attention. A peine arrivé au dehors, on le voit, la plupart du temps, criblé de vacuoles extraordinairement petites, parfois si nombreuses qu'elles représentent une écume, et qu'on n'avait pas remarquées auparavant; en outre, on y constate la présence d'éléments d'une autre nature, et qui demandent alors une sérieuse considération:

Le plasma de l'*A. terricola* renferme, comme nous l'avons vu, normalement un certain nombre de boulettes, lesquelles ont elles-mêmes dans leur intérieur des particules qui peuvent être considérées comme des déchets de nourriture. Or, si l'on écrase un animal en bonne santé, on voit également s'échapper par la déchirure, en même temps que le plasma, des boulettes d'une apparence différente (fig. 7 a), très-pâles, d'un gris bleuâtre homogène, et que l'on n'avait pas aperçues dans le plasma avant l'écrasement, ou plutôt, faut-il dire, qu'on n'y avait aperçues qu'avec la plus grande difficulté et seulement sur des animaux comprimés. Si alors, au moment où vient de se produire la déchirure, on détourne, quelques secondes seulement, la vue, ou si l'on change sans trop se presser la mise au point, on est étonné de ne plus retrouver ces boulettes pâles; par contre on remarque des granulations, très-petites, logées ou non dans des vésicules, et dont on n'avait jusque là pas constaté la présence. Mais que l'on suive les boulettes pâles dès leur apparition, sans les perdre un instant de vue, et l'on se rendra compte de ce qui s'est passé. Les phénomènes peuvent varier quelque peu du reste, et l'on peut considérer sous ce rapport deux cas différents: dans le premier, qui est très-rare, on voit dans l'intérieur de la boulette se produire un certain tourbillonnement, puis la couche périphérique semble se percer, et il sort vivement une poussière, en même temps que la sphérule reste là inerte comme une vésicule vide. Dans le



second cas, beaucoup plus fréquent, on voit, une seconde ou deux après le déchirement de l'Amibe, se dessiner dans la boulette une large tache (fig. 7 b), à contours d'abord indécis puis bien distincts; cette tache devient une petite masse différenciée, qui se contracte sur elle-même (fig. 7 c), en prenant des contours très-nets, presque brillants, en même temps que la boulette elle-même devenait une vésicule à paroi épaisse; la petite masse interne se divise encore, en plusieurs parties ou granulations, réfringentes, légèrement jaunâtres, rappelant des grains d'excrétion, qui restent un instant immobiles (fig. 7 d), puis tout d'un coup sont vivement agitées, et se précipitent vers un même point de la paroi, pour s'échapper au dehors par une perforation de la vésicule (fig. 7 e), et rester là pour toujours inertes. Quant à la vésicule vide, son sort est quelque peu variable; dans le cas où elle se trouve en contact direct avec une ou plusieurs autres vésicules de même nature, elle peut se fondre avec celles-ci; les vésicules éclatent les unes dans les autres, comme le font les vacuoles contractiles qui viennent à se rencontrer; mais le cas est rare, et en général il se passe un phénomène qui montre que, si la paroi de la vésicule est de nature protoplasmique, cette paroi possède cependant une certaine élasticité, une structure à elle qui montre une différenciation spéciale. En effet, dans le plus grand nombre des cas, après l'élimination des grains internes, les bords de la perforation s'élargissent d'abord, puis se retroussent au dehors, et la petite vésicule est devenue une urne (fig. 7 f.), une coupe (fig. 7 g), une sorte de chapeau (fig. 7 h); enfin ce n'est plus qu'une peau informe (fig. 7 i), non colorable par le carmin, et que le méthyle teint de bleu sans trace de la nuance violette que la membrane même de l'Amibe acquiert par la même réaction.

Tel est le phénomène que l'on peut observer sur ces curieuses vésicules. Ajoutons cependant que, parmi les boulettes expulsées, il en est qui arrivent au dehors déjà pourvues de leur amas granuleux; souvent aussi, et surtout quand la masse qui se rétracte dans la boulette est de fort volume, rien ne sort de la vésicule; enfin tous ces phénomènes se passent très-rapidement, ou ne se passent pas du tout; si deux minutes après la déchirure les granulations produites sont encore incisées dans leur vésicule, elles y resteront pour toujours.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Les boulettes particulières n'ont pas échappé aux investigations de GREEFF; il me paraît évident qu'il faut voir là les „granules élémentaires, Elementargranula“, sur lesquels l'auteur allemand s'exprime dans les termes suivants: „Les granules élémentaires sont passablement plus gros que les granules brillants, réfractant très-faiblement la lumière, extrêmement pâles, et par là très-difficiles à reconnaître sur

Quelle est la signification de ces curieuses boulettes? On ne peut leur méconnaître de grandes analogies avec celles dont il a été question plus haut (pag. 180, 182), et qui renferment des matières de rebut; entre les unes et les autres on trouve en effet toutes les transitions; mais en même temps il semble y avoir là quelque chose de particulier. Je me suis demandé s'il n'y aurait pas, dans les boulettes fraîches et homogènes, peut-être une provision de nourriture, si ce ne seraient pas des éléments de réserve? Pour essayer de vérifier cette supposition, je me suis livré à des expériences sur l'inanition, et les résultats obtenus, s'ils ne sont pas concluants, laissent pourtant une possibilité en faveur de cette hypothèse. Il est indéniable en effet, que l'*A. terricola* peut rester un temps très-long privée de nourriture; j'en ai mis un grand nombre dans des verres de montre, qui toutes après 10 jours étaient en parfaite santé, et après 20 jours se trouvaient malades, mais vivantes. D'autres amibes ou rhizopodes testacés, à condition qu'ils soient dépourvus de zoochlorelles, sont loin de montrer une pareille résistance, et meurent après 4 ou 5 jours. De plus, après 10 ou 12 jours, on constate dans l'*A. terricola* que le plasma renferme des boulettes plus fortes, plus jaunâtres, avec des amas de granulations plus réfringentes qu'on ne les voit sur l'individu en parfaite santé, et si l'on écrase l'amibe, les phénomènes qui viennent d'être décrits comme affectant les boulettes expulsées se montrent beaucoup moins évidents;

le vivant, et alors seulement avec de bonnes immersions . . . . Si l'on examine les granules élémentaires un à un et à un fort grossissement, ils paraissent, comme les granules brillants, entourés d'une petite bordure (Hof) très-délicate, indistinctement délimitée, et de l'intérieur paraît se détacher un centre, lequel fait l'effet d'une cavité très-petite réfractant autrement la lumière, c. a. d. remplie d'une autre substance, et ce fait est de suite confirmé par la coloration de l'Amibe avec le bleu de méthyle. Les granules prennent la matière colorante après quelque temps, quand celle-ci a pénétré dans l'endoplasme, et apparaissent alors avec un petit centre coloré vivement en bleu. Alors ces éléments, avec leur bordure externe, ont une ressemblance étrange avec une toute petite cellule . . . . Quant à la signification vitale des granules élémentaires et des granules brillants, je n'ose pour le moment exprimer aucune opinion. Mais il me paraît hors de doute que les premiers ont à remplir une mission importante pour la vie des organismes qui les portent . . . ."

Sans revenir plus au long sur les observations de GREFF, que les miennes n'infirmen en aucune manière, j'exprimerai l'opinion que l'auteur allemand n'a probablement pas vu les boulettes, ou granules élémentaires, isolées au dehors, mais qu'il ne les a étudiées qu'à l'intérieur de l'Amibe; de même, il est probable que GREFF a employé le méthyle à l'état de solution alcoolique, qui tue instantanément l'Amibe et sans doute pénètre alors plus vite dans le plasma.

à 20 jours presque toutes les boulettes évacuées par déchirure sont munies dès leur arrivée au dehors de leur amas de granulations; peu d'entre elles sont assez fraîches pour donner lieu à des changements bien marqués.

Il serait cependant imprudent d'insister sur ce sujet; peut-être l'apparence spéciale des boulettes après inanition est-elle simplement en rapport avec l'état général et maladif de l'animal; mais en tout cas, il y a quelque chose d'extraordinaire dans ces sphérules pâles qui à peine arrivées au dehors, c. a. d. au contact de l'eau, semblent incapables de garder leur homogénéité, et se désagrègent immédiatement sous la forme de granulations qu'on ne peut s'empêcher de comparer à des grains d'excrétion; on dirait qu'il existe dans la boulette, tant qu'elle est incluse dans l'Amibe, une substance conservatrice, qui se diffuse immédiatement dans l'eau pure, et qu'à peine cette substance a-t-elle disparu, que la boulette se désagrége.

Pour en finir avec ce sujet, disons encore que l'apparence des produits de digestion peut être quelque peu variable; c'est ainsi que dans une des localités d'où provenaient mes récoltes, beaucoup d'Amibes montraient dans leur intérieur des boulettes relativement très-volumineuses, jaunâtres, cireuses en apparence. Comme dans ces récoltes on rencontrait communément aussi un Rotifère de taille extrêmement forte, jaune, appartenant au genre *Callidina*, et que parfois l'une ou l'autre des boulettes renfermait comme unique contenu une paire de mâchoires de ce même rotifère, il faut conclure que les boules jaunes en général provenaient de cette *Callidine*, bien que cette dernière fût infiniment supérieure en taille à l'Amibe elle-même.

Quant à la manière dont l'Amibe s'y prend pour capturer sa proie, on sait que dans la règle l'animal entoure lentement cette dernière, puis qu'il se fait une invagination, qu'il se forme un pédoncule interne, et que ce dernier se rompt en laissant à l'intérieur une masse arrondie entourée d'une pellicule; cette pellicule, qui n'est autre chose qu'une partie de la membrane propre de l'amibe, est ainsi engloutie avec la proie, et ne disparaît que peu à peu. RHUMBLER a montré cependant que l'Amibe peut s'y prendre d'une manière différente, lorsqu'elle avale des filaments très-longs (*Oscillaria*), et qu'il n'y a plus invagination de la proie tout entière en un seul bloc. De même, lors de la décharge d'une masse dont l'Amibe veut se débarrasser, il n'est pas absolument nécessaire que cette proie ressorte entourée d'une portion de la membrane propre de l'Amibe; RHUMBLER a observé le cas pour la même *Oscillaria*, et j'ai pu

dernièrement constater le même fait pour les squelettes de diatomées très-allongées, aux extrémités desquelles la pellicule de l'Amibe, d'abord fortement distendue, se déchirait brusquement: la diatomée glissait alors rapidement par la perforation, puis la membrane se reformait en arrière de l'objet éliminé.

Il est remarquable que, au moment où soit un paquet de nourriture rejetée, soit un objet quelconque d'abord à moitié emprisonné puis relâché, vient à quitter tout contact avec l'Amibe, il se produit comme un décrochement subit, et l'objet se voit comme lancé au loin par une force invisible. RHUMBLER a déjà observé le fait, que de mon côté j'ai vu se produire en mainte occasion sous mes yeux, et dont je crois alors pouvoir présenter l'explication suivante: l'objet à rejeter se trouve jusqu'au dernier moment encastré dans la masse de l'amibe, à laquelle il adhère par sa partie postérieure; il y est logé comme dans un creux, dans une invagination de l'enveloppe, et par quelques points il reste collé à la paroi toujours un peu visqueuse du creux; par d'autres points, et surtout par le fond du creux qui se „dévagine“, l'objet est lentement poussé au dehors, mais il résiste passivement par ses points latéraux collés aux parois; il arrive alors un moment où la résistance est moindre que la puissance, et où se produit une détente subite, de sorte que l'objet se trouve subitement projeté en avant.

Deux mots encore au sujet du plasma éliminé par déchirement: on sait que la pellicule d'enveloppe est très-résistante, aussi peut-on manier l'A. terricola avec beaucoup plus de facilité que toute autre Amibe, la faire glisser sur la lamelle pour l'isoler, etc. Dans mes expériences cependant, il est arrivé des cas où la manipulation aurait exigé plus d'égards: après avoir coloré les Amibes avec une goutte de méthyle, mon procédé pour remettre ces organismes en eau pure consistait à les pousser, avec une aiguille, en dehors du méthyle et jusqu'à une très-petite gouttelette d'eau préparée tout auprès, puis à enlever le méthyle, à le remplacer par de l'eau, et à pousser de nouveau les Amibes de la petite goutte dans la grande; or il est assez fréquemment arrivé que pendant l'un de ces trajets la pellicule, sans raison suffisante et en apparence sans que l'aiguille fût coupable, se soit ouverte largement, d'une déchirure assez importante pour séparer l'enveloppe en deux: il semble, en fait, qu'il y avait là quelque chose d'analogue à ce qui se passe par exemple dans la *Pelomyxa palustris* ou dans quelques autres Amibes qui tourmentées éclatent d'elles-mêmes. Dans ces cas-là alors, le contenu de l'A. terricola, isolé d'une seule pièce, se montrait

comme une masse sphérique, nue, et à contour franc sur son bord; mais, bien qu'en apparence l'Amibe fût, sauf l'absence de pellicule, parfaitement intacte, jamais cette Amibe n'a plus voulu montrer signe de vie; la pellicule une fois partie, elle est incapable de développer des pseudopodes, de réagir d'une manière quelconque, et se voit inévitablement vouée à la mort. C'est là un trait de plus par lequel les Amibes à pellicule s'éloignent nettement de toutes les autres, et, ajoutons-le, s'éloignent de tous les rhizopodes en général.

### 3. Locomotion.

D'après RHUMBLER, on peut distinguer dans les Amibes lobées deux modes principaux de mouvement ou de marche, la marche roulante (rollende Bewegung), et la marche coulante (fließende Bewegung). Dans la première, qui est la moins fréquente et qui concerne surtout des Amibes relativement massives, les pseudopodes sont projetés librement dans le milieu ambiant, puis s'abaissent par leur extrémité vers le sol et s'y posent, le centre de gravité de l'Amibe se déplace dans la direction du pseudopode et par là l'organisme avance quelque peu. Dans la seconde, le corps de l'Amibe est en contact étroit avec son soutien, les pseudopodes coulent en avant, puis le corps tout entier vient à la suite. RHUMBLER a trouvé ces deux modes de mouvement dans l'*A. terricola*: à l'état plus ou moins massif, l'Amibe, ne touchant au substratum que par quelques points, peut se déplacer lentement d'un mouvement roulant; à l'état allongé, étalé, elle coule. D'après RHUMBLER, dans ce dernier cas les particules fines qui pourraient se trouver agglutinées à la surface de l'Amibe, se verraient entraînées en avant sur la face inférieure collée au sol, tandis qu'à la face supérieure libre elles éprouveraient un mouvement rétrograde qui les ramènerait en arrière. JENNINGS, dans un travail très-étudié sur la locomotion chez les Amibes et en particulier dans l'*A. verrucosa* (*A. terricola* GREEFF)<sup>1)</sup>, résume ses observations dans les lignes suivantes: „Dans une Amibe en progression, la substance coule en avant sur la surface supérieure, roule de l'autre côté sur le bord antérieur, arrivant par là en contact avec le substratum, puis reste immobile jusqu'à ce que le corps de l'Amibe ait passé sur elle. Elle se dirige alors vers le haut à la partie postérieure, puis de nouveau en avant sur la face supérieure, continuant sa rotation aussi longtemps que l'Amibe poursuit son mouvement de progression. La motion de la

<sup>1)</sup> Il m'est impossible de discuter ici, et même de résumer, les travaux de RHUMBLER et de JENNINGS, auxquels je ne puis que renvoyer (voir liste bibliographique).

surface est de même sens que (congruent with) celle de l'endosarc, tous deux formant un courant unique."

En 1902, j'avais de mon côté discuté la possibilité d'un mouvement de rotation de la pellicule de l'*A. terricola*, mouvement qui m'avait paru d'abord devoir être expliqué comme JENNINGS l'a fait plus tard, mais qui ne me semblait pas s'accorder avec certains faits en apparence contradictoires. J'avais alors, comme le dit JENNINGS, „donné, à la pag. 115, comme une possibilité ce qui en réalité est dans ses traits généraux une définition exacte de la méthode par laquelle la locomotion s'effectue vraiment, mais pour rejeter l'instant plus tard cette possibilité". Or cette année, après avoir repris le sujet et examiné plusieurs Amibes dans de bonnes conditions, je ne puis que confirmer les résultats obtenus par JENNINGS: dans une Amibe (*A. terricola*) en progression rapide, un objet collé à la surface (dans ces cas particuliers c'étaient des grains minuscules colorés au méthyle) est emporté en avant sur la face supérieure ou libre<sup>1)</sup>; arrivé au bord antérieur il le „double", passe en dessous à la face en contact avec le substratum, et reste immobile jusqu'à ce qu'il se trouve „rattrapé" par la partie postérieure de l'amibe, pour remonter à la surface libre et recommencer le même cycle.

L'explication de JENNINGS est donc sans doute exacte; mais, il faut le dire, il est rare que les circonstances soient assez favorables pour que cette théorie puisse être nettement mise en évidence; plus souvent les mouvements de l'Amibe sont trop capricieux pour que les observations soient concluantes, et il semble même qu'en réalité ces mouvements exigent parfois une explication différente. C'est ainsi qu'une particule colorée au méthyle et soudée à la pellicule d'enveloppe se verra transportée à droite ou à gauche, ou bien éprouvera un temps d'arrêt incompréhensible; d'autres fois, une vague brusque et rapide, se déployant à l'extérieur en repoussant vivement la pellicule qui semble se déplier comme un cornet dans lequel on soufflerait, rappelle ce „jet en fontaine", „Fontainestrom" de RHUMBLER, caractéristique de la progression dans certaines Amibes et souvent dans les pseudopodes des thécamoebiens. Il m'est arrivé également de voir une progression rapide s'effectuer, en apparence normalement et avec production des stries et des plissements

<sup>1)</sup> Il vaudrait mieux parler de faces libre et appliquée que de faces supérieure et inférieure; dans le cas où l'Amibe, dans une forte épaisseur d'eau, rampe sur la paroi inférieure du couvre-objet, sa face réellement supérieure, c. a. d. libre, est inférieure pour l'œil de l'observateur.

longitudinaux caractéristiques, sur des animaux en forme de V, dont les deux branches semblaient agir indépendamment l'une de l'autre; un jour même, j'ai rencontré un individu lancé en apparence à toute vitesse, et qui semblait avancer rapidement par ses deux extrémités à la fois, mais qui en réalité restait en place malgré le courant rapide qu'on voyait à son intérieur; c'était un individu qui, d'abord découpé en deux lobes, s'était plus tard allongé en forme de V, puis chacune des branches de ce V s'était si bien écartée de l'autre que ces branches avaient fini par pointer dans une direction diamétralement opposée à l'autre (fig. 8). Il est clair que dans ces circonstances on ne pouvait parler d'une rotation normale; plutôt y

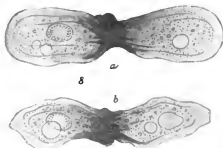


Fig. 8. Un individu (*Amoeba papyracea*) qui semble progresser à la fois dans deux directions opposées; en b, le même individu, vu de côté. Concentration de la teinture violette au milieu du corps.

avait-il là quelque chose d'analogue à ce phénomène que l'on observe fréquemment dans l'*A. terricola* comme dans d'autres Amibes, et qui consiste en ce qu'un individu qui pour l'œil paraît marcher rapidement droit devant lui reste cependant immobile; l'Amibe alors, par un retrait sur elle-même en masse, et dirigé vers l'arrière, annule toute progression à mesure que le ruissellement interne semblerait devoir produire cette dernière (sans doute alors, les grains colorés fixés à la surface restent en place, et ceux de la partie adhérente au substratum peuvent être effectivement portés en arrière, mais j'avoue n'avoir pas examiné le cas).<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Les deux derniers individus qui viennent d'être considérés concernaient l'*Amoeba papyracea* (voir 2<sup>e</sup> partie), qui se prête aux mêmes expériences que l'*A. terricola*. On pourrait croire, à l'examen de la fig. 8, à un véritable phénomène de division; mais il n'en est rien; on remarquera également que, les deux moitiés de l'animal s'étant dans le cas actuel comportées un instant comme ayant chacune leur vie propre, chacune aussi se voyait pourvue d'une vésicule contractile parfaitement caractéristique.

Mes expériences de coloration m'ont également amené à formuler une supposition qui peut-être, si elle répondait à la réalité, donnerait la clef de certains déplacements, en apparence anormaux, qu'éprouvent les grains collés à la surface de la pellicule: lorsqu'une Amibe colorée par le méthyle est transportée dans de l'eau claire et qu'elle se met en mouvement, j'ai souvent remarqué que la couleur violette tendait à s'accumuler en arrière, parfois si fort qu'il s'y opère une véritable concentration et que l'animal s'y creuse d'une invagination comme après la capture d'une proie. Ne pourrait-on pas alors en conclure qu'il existe à la surface de la pellicule une couche très-mince de matière visqueuse, dont l'Amibe est susceptible de se débarrasser lorsque cette matière lui devient nuisible, en la laissant en arrière dans son mouvement de progression?

Encore quelques lignes pour terminer ce chapitre: L'*Amoeba terricola* est en général fort lente dans ses mouvements, mais par exception elle peut se montrer assez rapide; il y a là alors une affaire, non-seulement de jeunesse et de santé, mais aussi d'individualité; on trouve des individus lents et d'autres rapides, et ces derniers, transportés avec les autres dans un verre de montre, y resteront rapides, et courront pendant des journées entières, alors que les autres sont restés lents. J'ai pu m'assurer de la chose en marquant, pour ainsi dire, certaines amibes d'un signe particulier, et ce signe résidait dans la présence et la forme des fragments violets que mes expériences leur avaient introduits dans le corps.

#### 4. Vésicule contractile.

On a beaucoup écrit sur la vésicule contractile dans les Amibes, et sur l'éventualité de l'évacuation de son contenu soit dans l'intérieur de l'Amibe elle-même, soit au dehors dans le milieu ambiant. Après avoir en 1902 consacré un long chapitre à ce sujet, et cherché à montrer qu'il n'y avait guère de probabilités pour une évacuation externe, j'ai montré, il y a peu de temps, que cette évacuation était externe en effet (voir liste bibliographique). Les études de JENNINGS et sa méthode par l'emploi de l'encre de chine avaient en effet permis à l'auteur américain de constater sur des Infusoires l'apparition à chaque systole d'un petit nuage blanchâtre formé à la place et au moment où se vidait la vésicule. Reprenant le sujet sur l'*Amoeba terricola*, j'avais constaté un phénomène parfaitement identique; il n'y avait plus de doute, la vésicule se vidait au dehors, et le nuage blanc n'était que l'expression du contenu de la vésicule répandu au sein de l'encre de chine. Mais aucune perforation ne se montrait jamais; le



nuage paraissait se former comme par enchantement; le contenu de la vésicule ne semblait passer au dehors que comme à travers une membrane poreuse, dont les pores auraient défié les meilleurs microscopes. Cette année, j'ai répété les mêmes expériences, pour tâcher de découvrir une perforation quelconque; mais rien ne s'est montré, malgré d'excellentes conditions d'examen; le liquide se fait jour en effet comme à travers une paroi poreuse; mais, il faut le remarquer, et c'est là un détail sur lequel je n'ai été fixé que dans ces nouvelles expériences, la place de sortie n'est pas limitée à un point seulement, tel qu'en donnerait un canalicule débouchant au dehors: c'est une zone, une area circulaire, très-restreinte il est vrai, mais plus large que je n'avais en 1904 été porté à le croire, de 2 à 3  $\mu$  peut-être, et qui m'a paru varier dans son diamètre suivant les individus.

RHUMLER croit s'être assuré de l'apparition temporaire d'une perforation véritable, visible comme une petite lumière; en 1902 déjà, j'exprimais l'opinion que cette lumière ne devait être qu'une vacuole, un reste infiniment petit de la vésicule qui ne s'était pas vidée complètement. Mes dernières recherches me permettent de confirmer ces mêmes vues; en réalité il est rare que la vésicule se vide d'une manière absolument complète; on la voit se resserrer peu à peu et toujours plus, jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une lumière ou vacuole extrêmement petite, produisant à s'y méprendre l'effet d'une perforation, mais qui alors se distingue d'une vacuole ordinaire par la possession d'une paroi relativement très-épaisse, en apparence un véritable bourrelet. Peu à peu cependant cette lumière grandit, le bourrelet s'amincit, la vacuole grandit encore, se fusionne avec d'autres qui prennent naissance à l'entour, et enfin reforme la vésicule contractile normale.

### 5. Vitalité.

C'est sous ce titre que je voudrais dire quelques mots de mes observations relatives à la résistance que présente l'*A. terricola* aux influences nuisibles qui pourraient menacer son intégrité. Nous avons parlé plus haut du dessèchement, que cette espèce, de par son organisation même, supporte d'une manière tout particulièrement remarquable, et sans avoir nécessairement recours à l'enkystement (voir pag. 177). Non moins remarquable est la résistance à l' inanition; nous avons vu (pag. 186) que pendant de longs jours, jusqu'à 8 et 10, les Amibes laissées dans des verres de montre, avec de l'eau pure que l'on prend soin de renouveler de temps en temps, et gardées dans un lieu frais, restent parfaitement bien portantes quoique privées

de toute nourriture. Mais à partir de ce moment là il commence à se montrer des changements: l'animal devient apathique, ne change presque plus de forme; sa vésicule contractile est très-lente à grandir, devient particulièrement volumineuse, et reste très-longtemps, des heures entières peut-être, à l'état d'expansion. La peau se couvre de rides nombreuses, surtout à la partie postérieure; cette région devient particulièrement visqueuse, et les microbes s'y fixent, sans que l'Amibe cherche à réagir; le plasma devient d'un gris sale, et les boulettes qu'il contient se remplissent de masses granulées légèrement jaunâtres. Le noyau, sans rien perdre de sa forme ni de son volume, et tout en gardant sa structure propre, pâlit, et alors la couche caractéristique des nucléoles logés sous la membrane nucléaire s'amincit considérablement; cette couche nucléaire, au 15<sup>e</sup> jour, semble avoir perdu la moitié de sa masse.<sup>1)</sup> L'Amibe cependant est vivante; au 20<sup>e</sup> jour elle réagit encore, par exemple dans les expériences de compression elle reforme par invagination sa membrane lorsque cette dernière a été perforée; mais elle est malade, et sans doute près de mourir.

Remarquons à cette occasion que dans les bocaux où se trouvaient mes récoltes générales, c. a. d. où les Amibes étaient clairsemées au milieu de tous les débris provenant de mousses agitées dans l'eau, ces Amibes montraient une résistance bien inférieure à celle des individus isolés dans les verres de montre; après quatre ou cinq jours la plupart étaient mortes. Il s'agissait alors là non pas d'inanition (et cela d'autant moins que la nourriture abondait), mais sans doute d'asphyxie; l'asphyxie est un facteur nuisible auquel l'*A. terricola* présente une résistance aussi faible, et peut-être plus faible encore, que la plupart des rhizopodes en général.

Mes expériences d'écrasement m'ont permis du même coup de faire quelques observations sur les individus privés de leur noyau. Lorsque s'opère la déchirure de la membrane, une partie du plasma s'échappe au dehors, et quelquefois alors, si la déchirure a été forte, le noyau lui-même est expulsé; l'Amibe cependant referme parfaitement sa blessure, et après quelques instants l'on a sous les yeux un

<sup>1)</sup> Peut-être ne faudrait-il pas attacher une importance trop particulière à cette atrophie apparente de la couche des nucléoles, ne pas trop s'empressez de conclure que ces nucléoles ont servi à nourrir l'Amibe. C'est cette conclusion que j'étais disposé à adopter, lorsque des expériences de même nature sur l'*Amoeba papyracea* m'ont rendu sceptique: en effet, dans cette dernière espèce, les noyaux, après 20 jours d'inanition, avaient pâli, mais la couche des nucléoles s'y montrait presque aussi puissante qu'au premier jour.

individu parfait, mais privé de noyau. Ces individus peuvent alors vivre assez longtemps, et j'en ai conservé un qui n'est mort que le 5<sup>e</sup> jour; mais ils se distinguent des autres, dès les premières heures, par une apathie toute particulière.

#### 6. Un Parasite du noyau, *Nucleophaga amoebæa* DANGEARD.

Il y a longtemps déjà que l'on a constaté chez les Protozoaires l'envahissement du corps nucléaire par un parasite. En 1856, G. MÜLLER avait observé un cas de cette nature chez un Infusoire: BALBIANI, BÜTSCHLI, CARTER, et d'autres, ont fait des observations de ce genre; mais c'est DANGEARD qui le premier a donné sur un rhizopode des renseignements précis. D'après DANGEARD, qui, pour le dire en passant, a étudié le fait sur une Amibe qu'il considère comme *A. verrucosa* (*A. terricola* GREEFF) mais qui en réalité représente autre chose et probablement une variété de l'*A. proteus*, d'après DANGEARD le parasite se montre à l'intérieur du noyau de l'Amibe, et tout-à-fait au début, sous l'aspect d'une vacuole, au centre de laquelle se voit une tache sombre; la vacuole augmente de volume; la substance colorable du nucléole disparaît peu à peu; il n'en reste bientôt qu'une mince couche périphérique; le nombre des taches augmente, puis on voit à leur place se dessiner des granulations, dont chacune devient une spore, et ces spores, serrées les unes contre les autres, finissent par déterminer une hypertrophie du noyau. Cette hypertrophie débute par le nucléole, dont la mince couche superficielle tend à venir tapisser intérieurement la membrane nucléaire; l'enveloppe de chromatine du nucléole montre alors, si les conditions d'observation sont bonnes, une petite ouverture circulaire qui paraît découpée à l'emporte-pièce. Assez fréquemment, il existe plusieurs parasites à l'intérieur du noyau. DANGEARD regarde son parasite comme une cryptogame appartenant à la famille des Chytridiacées, et lui a donné le nom de *Nucleophaga amoebæa*.

En 1904 GRUBER, après avoir conservé en parfaite santé pendant 10 années des amibes pourvues de chlorophylle (*A. viridis* LEIDY), dans des bocalux remplis d'eau claire, vit tout d'un coup se déclarer une terrible épidémie, laquelle enleva en peu de temps la plus grande partie de ses animaux. C'était également un parasite du noyau, mais que GRUBER considère comme différent de celui qu'avait étudié DANGEARD; dans la *Nucleophaga amoebæa* en effet, les spores, que DANGEARD appelle des zoospores bien qu'ils fussent immobiles et qu'il n'ait pas pu y constater de flagellums, sont sphériques; dans la *Nucleophaga* de GRUBER, ces spores se montraient chacune

sous la forme d'une petite rosace composée de cinq ou six granulations rangées autour d'un grain central.

Dans deux de mes récoltes, provenant de localités différentes, j'ai trouvé un certain nombre d'*Amoeba terricola* attaquées par le parasite de DANGEARD, selon toute apparence la *Nucleophaga amoebaea*, mais qu'en même temps je crois pouvoir considérer comme identique au parasite de GRUBER, et, bien que mes observations ne soient dans leur généralité qu'une confirmation des faits annoncés par ces deux auteurs, je décrirai rapidement les phénomènes dont j'ai pu être témoin.

Il ne m'a pas été possible d'observer la pénétration du parasite dans le corps nucléaire; dans tous les cas étudiés, l'Amibe ne se distinguait d'abord de ses voisins non attaqués que par la possession d'un noyau particulièrement volumineux, et en examinant ce noyau avec attention, on en voyait tout l'intérieur occupé par une masse d'un gris bleuâtre, mate, laquelle avait distendu la couche caractéristique des nucléoles en la refoulant sous la paroi nucléaire (fig. 9).

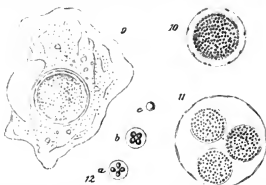


Fig. 9. Individu attaqué par la *Nucleophaga*; le parasite est encore jeune. — Fig. 10. Le parasite a formé ses spores; on voit encore la membrane nucléaire, tapissée de quelques restes des nucléoles. — Fig. 11. Noyau renfermant trois parasites; la membrane nucléaire énormément distendue montre des restes des nucléoles. — Fig. 12. a, b. Spores composées (fragmentation des spores simples): c. Spore simple.

Dans ces individus mis alors en observation, on voyait le noyau s'hypertrophier de plus en plus, perdre sa forme normalement ovoïde pour devenir absolument sphérique, en même temps que la couche nucléolaire, fortement distendue mais encore bien nette, devenait extrêmement mince; la masse pâle qui remplissait le noyau se voyait

piquetée sur toute sa surface de fines punctuations. Plus tard encore, 15 ou 18 heures après le premier stade observé, l'on trouvait à l'intérieur du noyau un véritable sporange, une sphère parfaite entourée d'une membrane très-fine; quant à la membrane nucléaire de l'Amibe, elle existait encore, mais si fortement distendue qu'on la croyait prête à éclater, et sur sa paroi intérieure on distinguait encore quelques petits fragments de chromatine, si minces et si peu nombreux que certainement la conche nucléolaire presque entière avait dû être consommée par le parasite (fig. 10); le sporange se voyait complètement rempli de spores, sphériques, de  $2\ \mu$  de diamètre, réfringentes (fig. 12c). Un peu plus tard la membrane nucléaire avait disparu, comme aussi la couche chromatique; il ne restait plus que le sporange, en contact lui-même avec la pellicule membraneuse de l'Amibe qui à ce moment-là était déjà morte. Enfin le sporange s'ouvrait par un trou ou une légère déchirure, et les spores se répandaient au dehors; ces spores restaient immobiles, ou du moins les mouvements qu'on y constatait n'étaient que des mouvements browniens, et il ne m'a pas, à moi non plus, été possible d'y voir des flagelles; je n'ai pas non plus constaté l'existence dans ces spores d'un petit noyau, que DANGEARD croit avoir vu; pas plus que DANGEARD je n'ai pu suivre l'évolution de ces spores, que j'ai gardées en observation jusqu'à cinq jours entiers sans pouvoir y constater le moindre changement.

Telles sont, brièvement indiquées, les observations qu'il m'a été donné de faire sur une demi-douzaine environ d'Amibes; sur tous les individus, les phénomènes se sont montrés les mêmes, sauf dans un cas spécial qu'il me faut maintenant relater: le 6 mars à  $9^h\ \frac{1}{2}$  du matin, je trouvai une *A. terricola*, de faible taille, apathique et malade, et dont le noyau présentait l'aspect que montre la fig. 11; les nucléoles, pâles, très-minces, se voyaient encore plaquant sous la membrane nucléaire énormément distendue; à l'intérieur de ce noyau, on voyait alors, non pas un, mais trois parasites ou sporanges, dans lesquels les spores étaient déjà formées. A  $1^h\ \frac{1}{2}$  la membrane nucléaire avait disparu; l'Amibe, très-malade, allait bientôt mourir. Le 7 mars, à  $9^h$  du matin, deux des sporanges s'étaient ouverts, se montraient à moitié vidés de leurs spores, lesquelles s'étaient répandues dans l'intérieur de l'Amibe morte. A  $5^h$  du soir, l'Amibe n'était plus représentée que par sa pellicule; c'était un sac fermé de toutes parts, et dont les spores n'avaient pu sortir; ces spores alors s'étaient divisées chacune en 4, 5, 6 grains différents, accolés les uns aux autres, et qui figuraient des sortes de petites rosettes

analogues à celles que GRUBER a décrites; mais en y regardant de plus près, on voyait que chaque rosette représentait une agglomération de quelques grains ronds noyés dans une sphérule de plasma clair (fig. 12a, b); enfin un certain nombre de grains ronds, identiques à ceux qui formaient les rosettes, mais isolés, semblaient montrer qu'il y avait eu fragmentation de ces rosettes et libération de leurs parties constitutantes. Pas plus que dans les autres expériences, je n'ai pu voir dans celle-ci se produire de phénomènes ultérieurs; j'ai conservé ces parasites jusqu'au 10 mars sans qu'il s'opérât de changement. Cette observation présente un intérêt spécial en montrant que dans certains cas, très-rares en général (DANGEARD, PENARD), ou au contraire fréquents (GRUBER) suivant la saison ou les circonstances, les spores sont susceptibles de se diviser en spores de second ordre, et qu'alors la *Nucleophaga* de GRUBER pourrait en définitive être identique à la *Nucleophaga amoebaea* de DANGEARD.

Je ne voudrais pas terminer ce chapitre sans reproduire textuellement les conclusions que DANGEARD a cru pouvoir tirer de ses études sur ce sujet spécial:

„A. L'existence de ce parasite permet de faire table rase des diverses théories émises au sujet de la reproduction sexuelle des Rhizopodes.

B. Elle simplifie l'étude du noyau dans ce groupe en faisant disparaître toutes les anomalies qui concernaient soit sa structure, soit son mode de division.

C. La manière dont se comporte le parasite dans le noyau, permet la création d'une nouvelle méthode pour la recherche du rôle que jouent dans la cellule les divers éléments qui la composent; on pourra désormais se servir concurremment de la mérotomie (BALBIANI) et de la nucléophagie.

D. Application de la connaissance des Nucléophages à l'étude des maladies et en particulier des tumeurs et des carcinomes.”

Les études de DANGEARD à propos de la *Nucleophaga amoebaea* sont excellentes, et dénotent de fortes qualités d'observation; mais le professeur de Poitiers me semble s'exagérer la portée générale des résultats qu'il a obtenus; les conclusions A, B, D, me paraissent bien hardies; quant à la conclusion C, elle mérite certainement une considération sérieuse. La méthode de la nucléophagie, fournissant un moyen d'étudier les fonctions des cellules privées de noyau, pourrait être parfois appliquée avec succès; il est probable en effet que, dans des cas particuliers, l'Amibe peut se débarrasser de son parasite et par là de son noyau tout ensemble, et c'est ainsi

qu'on doit expliquer la rencontre, que j'ai faite deux fois, d'Amibes totalement privées de leur noyau et qui paraissaient se trouver en bonne santé; mais hormis ces cas qui doivent être très-rares, il ne faut guère compter sur la nucléophagie pour des études de ce genre; normalement en effet le parasite n'est pas évacué, et alors il tue l'Amibe. en un temps très-court, et dans toutes les occasions où j'ai pu voir les spores s'échapper de leur hôte, à ce moment cet hôte était déjà mort.

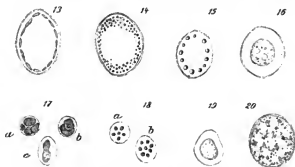
## 2<sup>e</sup> Partie. *Systématique.*

Dans les pages précédentes, il n'a été question que de l'*Amoeba terricola* de GREEFF; mais il existe d'autres Amibes qui, tout en se rapprochant du type *terricola* par différents caractères dont le principal est la possession d'une pellicule d'enveloppe, diffèrent les unes des autres par d'autres caractères bien constants, et suffisamment précis pour indiquer là toute une série d'espèces, formant alors un groupe spécial, le groupe des „Amibes à pellicule“ dont l'*A. terricola* est le type le plus connu. GREEFF a déjà distingué sous ce rapport cinq espèces différentes, *A. terricola*, *A. similis*, *A. sphaeronucleosus*, *A. fibrillosa*, *A. alba*, mais on peut considérer encore, comme rentrant dans la même catégorie, *A. striata*, *A. vesiculata*, puis enfin une espèce nouvelle, *A. papyracea*, qui probablement a toujours été confondue avec l'*A. terricola* mais que mes observations de cette année m'obligent à en séparer nettement. Sans vouloir donner de ces espèces une description complète, je voudrais indiquer les traits caractéristiques de chacune d'elles:

### *Amoeba terricola* GREEFF 1866.

Je ne m'étendrai pas longuement sur cette espèce, bien connue depuis longtemps. C'est une Amibe revêtue d'une pellicule fine, mais pourtant plus forte que dans les autres espèces du groupe; le plasma est plus ou moins rempli de grains et de bonnettes pâles, qui donnent en général à l'organisme une teinte d'un gris sale, ou très-légèrement jaunâtre. Il ne faut cependant pas attacher une importance trop grande à cette nuance jaunâtre, qui provient en définitive de la nourriture ingérée, et qui peut manquer. La vésicule contractile est normalement unique, et arrive à un volume considérable. Le caractère le plus distinctif dans cette espèce réside dans le noyau, toujours ellipsoïdal, allongé, et dont la chromatine va se loger tout

près de la paroi nucléaire, en une couche spéciale formée de nucléoles aplatis, fusiformes en coupe transversale, minces, pâles, et se touchant faiblement les uns les autres par leurs bords étalés (fig. 13)<sup>1)</sup> GREEFF indique la couche de chromatine comme homogène dans la jeunesse, puis plus ou moins brisée, et devenant plus tard nuageuse pour se



Noyaux des Amibes à pellicule.

Fig. 13. *Amoeba terricola*. — Fig. 14. *A. papyracea*. — Fig. 15. *A. similis* (?). — Fig. 16. *A. sphaeronucleolus*. — Fig. 17. *A. fibrillosa*; a et b, noyaux sphériques; c, noyau ovoïde, probablement en division. — Fig. 18. a et b, *A. alba*. — Fig. 19. *A. striata*. — Fig. 20. *A. vesiculata*.

diviser finalement en grains. Dans les individus très-petits et jeunes que j'ai rencontrés, la chromatine était sans doute plus homogène qu'elle ne le devient plus tard, mais le type caractéristique du noyau se montrait déjà nettement dessiné. Quant à la division finale en grains dont parle GREEFF, il est très-probable qu'il faut voir là des noyaux de *A. papyracea*.

GREEFF donne la taille dans cette espèce comme arrivant, chez les gros individus, à 300 et 350  $\mu$ ; c'est également ce maximum que j'indiquais en 1902; mais là encore il doit y avoir confusion avec l'*A. papyracea*, que ni GREEFF ni moi n'avions alors songé à envisager comme espèce distincte. Comme en même temps ces Amibes, malgré le peu d'amplitude de leurs déformations en général, varient cependant beaucoup suivant la forme qu'elles ont momentanément prise, j'ai ramené cette année pour ces deux espèces mes mensurations à la forme sphérique; la moyenne de 8 *A. terricola*

<sup>1)</sup> Un coup d'œil sur les fig. 13 à 20, où les noyaux de ces 8 Amibes à pellicule ont été réunis, montrera combien l'élément nucléaire, s'il est constant dans sa structure pour une seule et même espèce, peut varier par contre d'une espèce à l'autre.



m'a alors donné 108  $\mu$ , avec un minimum de 77  $\mu$  et un maximum de 121  $\mu$ ; à l'état longuement déployé, cette mesure devrait être un peu moins que doublée.

### ***Amœba papyracea* spec. nova.**

Cette espèce, qui généralement vit avec l'A. terricola mais d'autres fois manque complètement là où l'on trouve cette dernière, est beaucoup plus grande; la moyenne de 8 individus, rameux à la forme globuleuse, s'est montrée de 184  $\mu$ , avec un minimum de 176  $\mu$  et un maximum de 198  $\mu$ ; à l'état allongé, cette mesure serait facilement doublée. L'A. papyracea est plus claire également, plus transparente, la pellicule est plus fine et se prête à des déformations plus considérables. Le noyau se distingue très-nettement de celui de l'A. terricola; il est ovoïde, mais relativement plus large, moins allongé; la chromatine, et c'est là un caractère important, s'y montre représentée par des nucléoles franchement globuleux, très-petits (1 à 2  $\mu$ ), en nombre considérable, et répartis à la périphérie de manière à former une couche spéciale, plus épaisse aux deux pôles du noyau; de cette façon la masse nucléaire ovoïde se voit creusée d'une lacune centrale à peu près sphérique (fig. 14).

On peut considérer comme certain que GREEFF, comme les autres observateurs qui se sont occupés de l'A. terricola, a vu l'espèce actuelle, qu'il ne songeait pas à séparer de la première; mais mes expériences de cette année ne me laissent aucun doute sur la réalité de deux espèces spéciales. Ayant isolé, à plusieurs reprises, un certain nombre d'Amibes, tant A. terricola que A. papyracea, dans des verres de montre dont chacun ne contenait que l'une de ces espèces (après avoir au préalable examiné le noyau dans chacun des individus), j'ai vu que pendant toute la durée de mes expériences, c. a. d. jusqu'à 20 jours, chaque espèce a gardé nettement ses caractères propres, et que le noyau entr'autres a conservé jusqu'à la fin la structure qui lui est particulière.

L'A. papyracea se prête à toutes les expériences dont il a été question dans la première partie de ce mémoire, et ces expériences m'ont fourni les mêmes résultats.

### ***Amœba similis* GREEFF 1891.**

D'après GREEFF, cette Amibe, qui ressemble beaucoup à l'A. terricola, en diffère par une taille moindre, de un tiers plus

petite, ou plus encore; elle ne montre jamais de coloration jaunâtre, mais est hyaline ou blanche. Le noyan est ovale, mais plus court et plus trapu que chez *A. terricola*, avec des extrémités plus élargies. La couche de chromatine est plus épaisse, faisant irrégulièrement saillie dans l'intérieur, et se montre nettement différenciée en nucléoles.

J'ai rencontré quelquefois une petite Amibe qui concordait assez bien avec cette description, et qui je crois est autonome, mais sur laquelle je n'ai pas pu obtenir de renseignements suffisants. Le noyan avait la forme que représente la fig. 15.

Il est fâcheux que GREEFF n'ait pas figuré son *Amoeba similis*, qui peut-être est encore autre chose que ce que j'ai vu moi-même.

#### ***Amœba sphæronucleolus* GREEFF 1891.<sup>1)</sup>**

Cette Amibe est plus petite encore que la précédente; ce n'est guère que dans les individus longuement déployés et en marche qu'elle mesure 100 à 150  $\mu$ . Elle est très-claire, délicate, à pellicule très-fine; elle se distingue nettement de l'*A. terricola* par son noyan, sphérique ou plutôt largement ovoïde, et qui renferme normalement un seul gros nucléole (fig. 16), dans lequel on voit de très-petites lacunes ou vacuoles, ou bien une seule, très-grande et centrale; dans ce dernier cas, le nucléole revêt l'apparence d'un anneau (en réalité c'est une sphère creuse); puis à son tour cet anneau est susceptible de modifications, se divise en fragments dont chacun s'arrondit en sphérules dans lesquelles se forment de petites vacuoles.

L'*A. sphæronucleolus*, que j'ai rencontrée assez souvent cette année, peut servir aux mêmes expériences que l'*A. terricola*; sa membrane ou pellicule d'enveloppe, bien plus fine, est néanmoins plus tenace encore, et l'Amibe présente une résistance extraordinaire à l'écrasement. J'en ai trouvé un exemplaire dont le noyan était attaqué par la *Nucleophaga* de DANGEARD.

#### ***Amœba fibrillosa* GREEFF 1891.**

Cette Amibe, très-rare et que j'ai rencontrée que dans deux localités, à Veyrier et au Bois des Frères, est beaucoup plus grande

<sup>1)</sup> GREEFF dit „*sphæronucleosus*“; je me demande si dans l'origine il n'y a pas eu là une erreur de typographie? ne fallait-il pas dire „*sphæronucleosa*“, ou „*sphæronucleosus*“, ce dernier terme étant pris comme substantif?

que toutes celles dont il a été question jusqu'ici; GREEFF dit qu'elle rivalise de taille avec l'*A. terricola*; mais en réalité elle est bien plus grande, plus grande encore que l'*A. papyracea*. Elle est claire, et possède une membrane très-fine; ses déformations peuvent être relativement considérables, et on la voit p. e. revêtir l'apparence d'une croix, d'une limace, etc. D'après GREEFF „les noyaux sont très-nombreux, dans les petites formes 20 à 50, dans les grandes jusqu'à 100 et au-delà. Ils sont dans la règle ronds, parfois légèrement ovales, et renferment le plus souvent un gros nucléole, qui presque toujours laisse voir dans son intérieur un centre granulé (vacole). Le nucléole est unique, ou bien en outre on en trouve encore un ou deux autres, ou plusieurs, plus petits.“

Dans les exemplaires que j'ai examinés, on trouvait une centaine environ de noyaux, de  $5\frac{1}{2}$  à  $7\mu$  de diamètre, globuleux dans la règle, et dont l'intérieur paraissait à première vue occupé tout entier par un gros nucléole homogène; mais sur des noyaux particulièrement bien visibles, surtout isolés au dehors après déchirement de l'individu, on voyait que chacun renfermait en réalité 2, 3, rarement 4 ou 5 nucléoles, de forme irrégulière, pressés les uns contre les autres et remplissant presque tout le noyau (fig. 17a, b).

J'ai rencontré également quelques individus dont les noyaux étaient ovales et même allongés, parfois avec leur masse chromatique vaguement étranglée en biseau; probablement y avait-il là l'indice d'une division nucléaire (fig. 17c).

L'*A. fibrillosa* ne se prête que difficilement aux expériences que l'on a pu faire sur l'*A. terricola*; elle est beaucoup plus fragile, se réduit facilement en miettes par l'écrasement, et après déchirement on n'a plus devant soi qu'un paquet d'un gris sale, qui reste inerte sans que le plus souvent la membrane fasse plus qu'un faible effort pour reconstituer l'animal.

#### *Amœba alba* GREEFF 1891.

Cette espèce, beaucoup plus volumineuse que l'*A. terricola*, rivalise de taille avec l'*A. fibrillosa*, et comme cette dernière, elle atteint facilement, à l'état de repos, c. a. d. ramassée sur elle-même,  $360\mu$  et parfois plus. Elle est très-claire, très-blanche, susceptible elle aussi de déformations relativement considérables. On y rencontre le plus souvent une vésicule contractile très-volumineuse, puis en outre, disséminées un peu partout, un nombre plus ou moins considérable de vacoles bien rondes et très-nettes. En somme cette espèce serait, comme le dit GREEFF, identique à la

précédente, si elle ne s'en distinguait par ses noyaux, qui sont d'un type particulier. En nombre considérable, souvent de plus de cent, de  $10\ \mu$  de diamètre, ils sont sphériques ou légèrement ovoïdes, et renferment toujours un certain nombre (8, 10 et plus) de petits nucléoles bien ronds, relativement très-réfringents (fig. 18). Peut-être pourrait-on supposer que l'*A. alba* ne représente simplement qu'un état de développement avancé de l'*A. fibrillosa*; mais je crois cependant que tel n'est pas le cas; les noyaux, dans la nature, présentent un aspect si différent d'une des espèces à l'autre, qu'en l'absence de toute transition jusqu'ici constatée, on ne peut faire autrement que de distinguer comme GREEFF deux espèces spéciales.

L'*A. alba* est très-rare; je ne l'ai rencontrée que dans deux stations, à Onex, où elle était seule, puis à Veyrier, où on la trouvait mêlée à l'*A. fibrillosa*.

#### *Amœba striata* PENARD 1890.

Cette espèce est de taille bien inférieure à toutes les précédentes, n'arrivant à  $60\ \mu$  que chez des exemplaires de forte taille et étalés. Elle est agile, rapide dans sa marche, pendant laquelle elle garde une forme plus ou moins elliptique, en s'élargissant à sa partie antérieure. La pellicule d'enveloppe, extraordinairement délicate, n'est révélée à la vue que par la présence de lignes très-fines, longitudinales, indice de sillons ou de plissements. Le plus souvent on voit à la fois deux vésicules contractiles, dont l'une en arrière est arrondie et fonctionne activement, avec systoles régulières et fréquentes, et l'autre, courant partout dans le corps, se déforme continuellement, sans fonctionnement normal. Le noyau, pâle, à membrane nucléaire très-souple, renferme un gros nucléole d'un bleu tendre, parfois creusé d'une lacune ou vacuole qui peut devenir assez volumineuse pour donner à ce nucléole l'apparence d'un anneau; noyau et nucléoles sont extrêmement plastiques et se déforment continuellement, entraînés par les courants internes, très-rapides dans cette espèce (fig. 19).

Au contraire des Amibes dont il a été question jusqu'ici, et qui toutes ne se rencontrent guère que dans les mousses, l'*Amœba striata* semble être normalement aquatique; elle peut alors se trouver partout, mais elle n'est pas très-commune.

#### *Amœba vesiculata* PENARD 1902.

Cette Amibe est assez grande, et dans sa forme allongée atteint facilement  $200\ \mu$  de longueur. Dans une marche rapide, l'animal

prend la forme d'une limace, et progresse comme une oude, avec rapidité, appliqué au sol par sa face inférieure et généralement bordé sur ses deux côtés d'une frange hyaline qui augmente l'adhésion. Le plasma renferme deux outrois vésicules arrondies, puis, et c'est là un trait essentiellement caractéristique, un nombre très-considérable de vacuoles, qui souvent remplissent le corps presque entier. A la partie postérieure de l'individu, on voit pendant la marche ces vacuoles si bien serrées les unes contre les autres que, sous la double influence de la pression réciproque et du ruissellement, qui les porte en avant, elles prennent chacune la forme d'un fuseau, et par leur réunion rappellent à la vue le tissu pulpeux d'une orange. La membrane ou pellicule caractéristique est ici extraordinairement fine, et d'une souplesse extraordinaire, mais son existence est rendue certaine par la présence de plissements et de stries, ainsi que par la résistance que l'animal présente aux réactifs colorants (carmin), auxquels il faut des heures entières pour arriver jusqu'au noyau. Ce dernier est ovoïde, et la substance chromatique s'y voit sous la forme de petits nucléoles disséminés dans la masse du suc nucléaire; ces nucléoles à leur tour ne sont pas homogènes, mais se voient représentés chacun par plusieurs fragments ou miettes agglomérées en petits tas, et ces tas sont eux-mêmes entourés de granulations extrêmement petites, qui souvent forment des traînées unissant les nucléoles les uns aux autres (fig. 20).

Cette espèce est comme la précédente normalement aquatique; je l'ai trouvée dans les mousses toujours immergées du marais de Bernex, puis dans le lac aux environs de Genève, à 35 mètres de profondeur.

### Index bibliographique.

- DANGEARD, P. A.: Parasites du noyau et du protoplasma. Le Botaniste, Poitiers, 1894/95 fasc. 6.
- GREEFF, R.: Über in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II 1866 p. 299.
- : Über den Organismus der Amöben. Biolog. Centralbl. Bd. XI nr. 19 1891 p. 599 et 639.
- GAUBER, A.: Über *Amoeba viridis* LEIDY. Zool. Jahrbücher, Suppl. VII, Festschrift A. WEISSMANN, 1904 p. 67.
- JENNINGS, H. S.: A method of demonstrating the external discharge of the contractile vacuole. Zool. Anz. Bd. 27 nr. 20 21 p. 656 1904.

- : Contributions to the study of the behavior of lower organisms. Published by the Carnegie Inst. Washington 1904.
- PENARD, E.: Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mémoires Soc. de Physique et d'Hist. Nat. Genève t. 31 1890.
- : Les Rhizopodes du Bassin du Léman. Genève Kündig édit. 1902.
- : Sur la décharge externe de la vésicule contractile dans l'*Amœba terricola*. Revue Suisse de Zool. t. 12 fasc. 3 p. 657 1904.
- RHUMBLER, L.: Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen in der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7 p. 103—350 1898.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Travail du laboratoire de Cytologie des Hautes Etudes [Collège de France].)

## **La structure de l'appareil fixateur chez les Vorticellidæ.**

Par

**Emmanuel Fauré-Fremiet** (Paris).

(Avec 13 Figures dans le texte.)

---

I. Toute la morphologie des Infusoires Discotriches est dominée par un caractère: la fixation. Ces êtres sont sédentaires pendant la plus grande partie de leur existence, et l'appareil fixateur est le plus important de leurs organes; c'est aussi celui qui présente la plus grande diversité dans son organisation, et l'on peut lui appliquer cette parole d'E. PERRIER: tout ce qui était possible s'est fait. Mais cette diversité cache une unité, et toutes les formes de pédoncule présentées par ces Infusoires ne sont que des variations exécutées sur un thème unique: l'organe fixateur primitif; c'est celui-ci qu'il faut retrouver pour posséder la clef de la structure comparée des différents appareils de fixation des Vorticellidæ. Le plus simple de ceux-ci existe chez la *Glossatella*; la partie basale de cette petite Vorticellide se termine par une minuscule ventouse directement appliquée à la surface des cellules branchiales ou épidermiques des Tritons. Or, rien dans cette ventouse ne peut nous expliquer un des éléments les plus importants du pédoncule des Vorticellides: le faisceau strié interne; l'organe fixateur de la *Glossatella* peut-être l'organe fixateur le plus simple des Infusoires Discotriches, il n'est pas l'organe fixateur primitif.

D'ailleurs, l'appareil de fixation étant l'élément dominant, on pourrait presque dire causal du type Discotriche, on peut logiquement

supposer que son origine est en dehors du groupe de ces Infusoires, et c'est donc par l'étude de la fixation chez les Ciliés en général que nous devons commencer ce travail.

II. Les Scafo-trichides sont après les Discotriches ou Dextotrichides les plus importants des Infusoires fixés; le *Spirochona*, l'*Heliochona*, le *Chilodochona* présentent des organes fixateurs complexes et hautement différenciés. La *Licnophora* possède une ventouse avec un anneau de soutien et un velum périphérique constitué par une série de cirres; mais ces organes n'ont rien de primitif et ne sauraient expliquer le style des Vorticellidæ.

Chez les autres infusoires ciliés nous ne trouvons plus d'appareil fixateur, et la fonction de fixation est dévolue à des éléments dont la présence est générale dans ce groupe: aux organes vibratiles. Le fait est bien connu; les cils et les cirres dont le rôle habituel est de déterminer la locomotion de l'Infusoire, peuvent devenir l'agent de son immobilisation à la surface de quelque objet; mais ce phénomène dépend de la volonté de l'animal (si l'on peut employer une expression qui ne vaut guère que par l'image), et celui-ci peut quitter son support d'un instant à l'autre pour s'élancer au sein des eaux.

MAUPAS a beaucoup étudié cette question (17—18) d'après cet auteur, le *Cyclidium glaucoma*, petit infusoire Holotriche bien connu, peut interrompre sa course vagabonde et se fixer quelques instants au couvre objet de la préparation; on constate alors „que tout les longs cils du pourtour du corps se sont fixés et attachés à la paroi de la lamelle de verre et retiennent immobile l'Infusoire, qui autrement serait entraîné par les vibrations énergiques de son appareil vibratoire buccal. En se servant de forts grossissements pour observer ces petits câbles fixateurs, on reconnaît même que, à leur point d'attache, ils sont élargis en un petit disque de fixation“. — La *Boveria*, curieux Infusoire ciliés étudié par M<sup>lle</sup> N. M. STEVENS (19), peut se fixer par ses cils postérieurs. „Chez toutes les Oxytrichines et les Euplotines, les cirres dits abdominaux, frontaux et anaux, dit MAUPAS, jouent à peu près constamment le rôle d'organes de fixation“ et suivant le même auteur „les cirres transversaux paraissent s'être adaptés encore plus spécialement que les autres à ce rôle d'organes fixateurs ou d'appui. Aussi voyons nous chez beaucoup d'espèces, leur extrémité libre divisée en fibrilles ou armées de petites pointes qui multiplient les surfaces de contact et permettent à ces appendices de se fixer plus solidement sur les objets.“ La spécialisation paraît encore plus accentuée chez d'autres espèces: le *Strombidium urceolare* porte sur le bord gauche de son péris-



tome trois longs cirres munis au dernier tiers de leur longueur d'une rangée de petites pointes dressées en dents de peigne; ces appendices constituent un appareil fixateur à l'aide duquel le *Strombidium* se suspend aux différents objets et reste longtemps immobile. Le *Mésodinium pulex* porte sur le bord de l'orifice du col une série de petits appendices que MAUPAS a montré être des cirres fixateurs. Enfin l'*Ancystrum*, ce curieux Holotriche si bien étudié par le savant observateur d'Alger, porte à sa partie postérieure un faisceau de cils gros et courts, spécialement adaptés à la fixation; ayant eu nous même l'occasion d'observer cet être, nous avons constaté que les lignes d'implantation des cils se rapprochent beaucoup les unes des autres à la partie inférieure du corps et deviennent rectilignes et rigoureusement parallèles, formant ainsi une aire bien délimitée qui porte des cils particuliers, gros et plus raides, constituant un solide faisceau fixateur.

Ces faits suffisent à montrer qu'une propriété générale des organes vibratiles chez les Infusoires ciliés consiste à pouvoir jouer le rôle d'éléments fixateurs, et que ce rôle leur est effectivement dévolu dans un très grand nombre de cas; nous savons de plus que les cils et les cirres utilisés pour la fixation peuvent se modifier et s'adapter d'une manière remarquable à cette fonction. Ne sommes nous pas ici en présence de cet appareil fixateur primitif, essentiellement modifiable et susceptible de revêtir mille aspects divers?

Nous croyons que oui et par la suite de ce travail nous montrerons la série des formes qui établissent le passage graduel entre le cil vibratile, élément primitif de la fixation, et les styles les plus hautement différenciés des Infusoires Discotriches.

III. *Hemispeira asteriasi* (FABRE-DOMERGUE). Cet Infusoire a été découvert par FABRE-DOMERGUE qui le décrit en 1888 (8). Etre paradoxal, l'*Hemispeira* porte une zone adorale dextrogyre circonscrivant un péristome dont le plan est perpendiculaire à l'axe



Figure 1.

*Ancystrum* montrant le faisceau fixateur: ff constitué par des cils différenciés. cyp cytopharynx et cytostome. mad membrane ondulante adorale figurée en activité. n vésicule excrétrice. n macronucleus — (demi schématique).

de l'Infusoire; cinq rangées ciliaires font le tour du corps; d'abord parallèles à la zone adorale elles se relèvent sur la face ventrale en formant un sillon caractéristique; la partie basale de l'être est occupée par un plan ellipsoïde parcouru par des replis longitudinaux qui se rapprochent vers les pôles et qui ne sont autre chose que les lignes d'implantation de cils particuliers qui constituent l'appareil fixateur. Celui-ci est décrit par FABRE-DOMERGUE comme „un faisceau

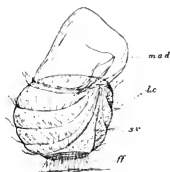


Figure 2. *Hemispeira asteriasi*.  
*ff* faisceau de cils fixateurs. *lc* lignes  
 ciliaires. *sv* sillon ventral.  
*mad* membrane ondulante adorale.  
 (Schéma d'après FABRE-DOMERGUE et  
 WALLENGREN.)

de soies ou pour mieux dire, de crampons contractiles qui s'attachent fortement par leur extrémité libre à la surface de la branchie. La puissance de contraction de ces fibres est assez grande et surtout très rapide; elles écartent ou rapprochent l'Infusoire de son support en lui imprimant en même temps un mouvement de bascule du côté du sillon méridien." FABRE-DOMERGUE compare cet appareil à l'organe fixateur de l'*Ancystrum* de MAUPAS.

WALLENGREN a étudié en 1895 (22) ce curieux Infusoire; d'après lui, le terme „soie“ employé par FABRE-DOMERGUE est impropre et

les crampons fixateurs sont de véritables cils de même structure que ceux du corps; mais ceci est une discussion de mots et l'on peut dégager des belles observations de ces deux auteurs que l'*Hemispeira asteriasi* possède à la base du corps une surface ciliée adaptée à la fixation et constituant un organe d'immobilisation. Comment fonctionnent les cils fixateurs? WALLENGREN se demande s'ils ne s'enfonceraient pas dans la cuticule des branchies de l'*Asterias* qui est son hôte habituel; car, pense-t-il, s'ils jouissaient comme MAUPAS le suppose pour les cils fixateurs de l'*Ancystrum*, d'une certaine viscosité qui leur permettrait d'adhérer aux objets, ils devraient s'agglutiner mutuellement. Nous n'avons pas observé l'*Hemispeira*, mais d'après nos observations sur les cils en général, il nous semble que cette conclusion n'est pas nécessaire; il suffit en effet de supposer que la viscosité du cil soit limitée à sa région terminale pour comprendre que les chances d'agglutination réciproque sont faibles et que les moindres mouvements des cils

peuvent les faire cesser. Mais cette localisation de la viscosité est elle admissible? Nous répondrons par l'observation suivante: si l'on examine des cils vibratiles tels que ceux du *Paramæcium* on mieux encore les grands cils adoraux de la *Campanella* il est impossible, même après l'action des réactifs, d'y déceler la moindre structure, et ils semblent homogènes; il n'en est rien cependant; si l'on traite ces organites par l'ammoniaque dans certaines conditions et qu'on les colore ensuite fortement, on constate l'existence d'un fin prolongement terminal; c'est la substance centrale, plus fluide, qui a fusé par l'extrémité du cil; celui-ci s'est donc comporté comme un minuscule canal; l'excitation causée par le contact pourrait donc faire sourdre à l'extrémité du cil une substance aglutinante spéciale qui expliquerait le pouvoir fixateur de ces éléments.

#### IV. *Scyphidia* (DUJARDIN).

La *Scyphidia* est une Vorticellide sessile, c'est à dire que le corps de l'Infusoire est directement en contact avec son support et qu'il n'existe aucun pédoncule à proprement parler. Ces Infusoires se fixent très solidement malgré cela à la surface des Mollusques aquatiques; par quel mécanisme réalisent-ils une semblable adhérence? La base du corps chez la *Scyphidia* s'amincit un peu puis s'étale brusquement en constituant un large pied qui s'applique intimement à la surface de l'hôte; on pensait donc que cet organe formait ventouse et adhérerait étroitement à l'aide d'une

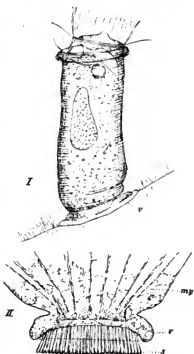


Figure 3. *Scyphidia physarum*.

I. Aspect général de l'Infusoire fixé, en v, on distingue le bourrelet périscopulien étalé comme un voile à la surface du tégument d'un mollusque. — II. Structure de la base du corps et de l'appareil fixateur. s scopula ou faisceau ciliaire fixateur. v bourrelet périscopulien. my myonèmes (coupe schématique).

mucosité quelconque. D'après mes observations sur la *Scyphidia physarum*, les choses ne sont pas aussi simples. Si l'on examine en coupe optique la ventouse de cet Infusoire on constate qu'elle n'est en contact avec les cellules épidermiques de l'hôte que par son bord libre; elle se soulève au milieu en formant une chambre circulaire; mais celle-ci n'est pas vide; son toit, c'est à dire l'ectoplasma basal de l'animal, est recouvert par des prolongements cytoplasmiques longs de 2 à 3  $\mu$  et dont l'ensemble forme une brosse serrée à contour circulaire que nous nommerons la scopula; cet organe est comparable à une bordure en brosse et chacun des bâtonnets qui le compose correspond sans aucun doute aux cils fixateurs de l'*Hémispeira*; en effet, leur extrémité libre ou distale, bien visible sur les individus séparés de leur support, se termine par un léger renflement qui s'applique sur l'épithélium externe de l'hôte, où la *Scyphidia* se trouve ainsi fixée non par une simple ventouse, mais par une multitude de racines qui se trouvent protégées par l'élargissement basal du corps qui constitue une sorte de velum périphérique.

Les cils de la scopula sont bien plus différenciés chez la *Scyphidia* que chez l'*Hémispeira*; plus courts et plus gros, ils ont perdu toute motilité et leur bouton terminal semble être le siège d'une véritable sécrétion de nature chitineuse qui doit assurer l'adhérence d'une manière plus complète. Traités par le Rouge Congo qui ne colore pas le plasma vivant, mais possède une grande affinité pour la chitine, le bouton terminal se teint en rouge; ces éléments ciliaires sont en un mot profondément modifiés en vue de la fixation.

V. *Epistylis* (EHRENBERG). Les *Epistylis* sont des Vorticellides coloniales pourvues d'un pédoncule ramifié, rigide, de nature chitineuse; tous les observateurs ont signalé les striations longitudinales du style de ces Infusoires, mais sa structure intime est peu connue; cet élément comporte chez les *Epistylis* deux parties essentielles: une enveloppe externe, mince cuticule chitineuse, et un faisceau central constitué par des tiges tubulaires également chitineuses. Si l'on détache une *Epistylis* de son style on constate que la base de son corps est constituée par un plan circulaire qui se trouve limité par un bourrelet périphérique correspondant au velum de la *Scyphidia*, et dont le centre est occupé par une scopula de tous points identiques à celle de ce dernier Infusoire. Lorsqu'une *Epistylis* s'apprête à sécréter son pédoncule elle se fixe à quelque objet par sa scopula; mais chacun des cils de celle-ci produit à son extrémité une sécrétion chitineuse beaucoup plus abondante que celle de la *Scyphidia*, de telle sorte que chacun de ces éléments

donne naissance à un mince tube chitineux qui s'accroît continuellement par la base; l'ensemble de ces tubes, dont la croissance est égale, constitue le faisceau strié du pédoncule. Vu en coupe transversale, ce faisceau semble constitué par une multitude d'alvéoles pressés les uns contre les autres; chacun de ceux-ci correspond au canal central d'une tigelle chitineuse du faisceau, ce qui démontre bien la structure tubulaire de celle-ci.

Le bourrelet périscopulien est aussi le siège d'une sécrétion qui n'est autre chose que la gaine externe du pédoncule; celle-ci est également chitineuse, mais elle n'a pas en général exactement la même composition que le faisceau central; elle présente moins d'affinité pour le Rouge Congo et se rapprocherait un peu de la cuticule de quelques Vorticellides.

Les éléments constitutifs du pédoncule des *Epistylis* peuvent subir des variations diverses; chez l'*E. gasterostei* (spec. nov.) il n'y a pas de scopula, le style est donc réduit à une gaine externe qui est irrégulière et boursouflée; l'*E. nymphaeum* (EXGL.) et les espèces chez lesquelles on n'a jamais signalé de striation longitudinale du pédoncule semblent être dans le même cas. Chez l'*E. daphniae* (spec. nov.) la scopula est bien développée et donne naissance à un faisceau central; mais celui-ci subit des arrêts de développement et la gaine externe croît beaucoup plus vite que lui; la scopula se trouve donc séparée de vive force du faisceau commencé, et il en résulte un style tubulaire, long, mince et flexueux, constitué par la gaine externe, avec de distance en distance une épaisse strie transversale qui n'est autre chose qu'un fragment du faisceau.

La *Campanella umbellaria* (GOLDFUSS) [*Epistylis*

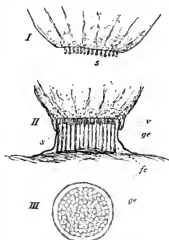


Figure 4. *Epistylis*.

I. Coupe schématique de l'organe fixateur d'un individu séparé de son style. *s* scopula. — II. Coupe schématique de l'appareil fixateur complet. *s* scopula. *fc* faisceau central constitué par des tubes chitineux. *v* bourrelet périscopulien. *ge* gaine externe du pédoncule. — III. coupe transversale du style. *fc* faisceau central; chaque alvéole correspond à un tube chitineux.

*ge* gaine externe.

umbellaria — *E. flavicans*.] mérite de nous arrêter un instant. Cette grande Vorticellide possède une scopula qui est une véritable bordure en brosse ciliforme dont les éléments constitutifs,

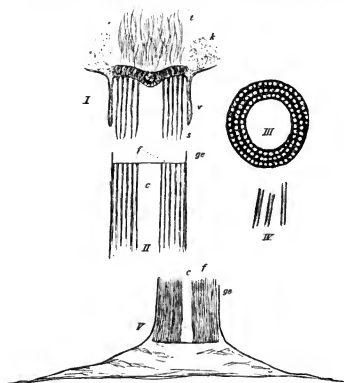


Figure 5. *Campanella umbellaria*.

I. Coupe schématique de l'organe fixateur; (le style est représenté en II, séparé de cet organe). *s* scopula constituée par des cils longs avec une armature basale compliquée. *t* tonomitannum. *v* bourrelet périscopulien. — II. Coupe schématique du style. *f* faisceau strié. *c* canal central. *ge* gaine externe. — III. Coupe transversale du style, les alvéoles correspondent aux tubes chitineux; on voit le canal central et la lame chitineuse spiralée qui sépare les trois rangs de tigelles tubulaires. — IV. Trois tigelles chitineuses tubulaires isolées. — V. Coupe schématique de la base du style. *ge* gaine externe largement étalée à la base. *f* faisceau strié. *c* canal central. On remarquera que le nombre des tigelles est bien plus considérable à la base du style que sur la figure III qui représente un des rameaux terminaux; c'est que la scopula ne se régénère sans doute que partiellement après chaque division.

longs, flexueux et effilés sont de tous points semblables, motilité exceptée, aux cils des franges adoraie et locomotrice; ils se colorent en rose comme ces derniers par le Méthyleosine agissant après l'Hématoxyline ferrique, montrent les mêmes déformations des extrémités dans certains cas pathologiques, et présentent également des corpuscules squelettiques basaux ainsi qu'une lame sidérophile basale. Ces cils immobiles ne sont pas disposés au hasard: leur ligne d'implantation dessine une spirale qui subit de curieuses transformations au moment de la division; cette spirale n'atteint pas le centre du disque basal, de telle sorte qu'il existe un vide au milieu de la scopula qui est annulaire; à ce vide correspond un canal du faisceau strié. L'étude du faisceau par la méthode des coupes fournit de précieuses confirmations; il est constitué par des tubes chitineux que l'on peut isoler les uns des autres et qui se forment autour de l'extrémité des cils scopuliens; ils suivent donc la disposition de ceux-ci, et juxtaposés comme eux ils constituent en quelque sorte une lame roulée sur elle même en une spirale dont les différents tours sont sondés les uns aux autres par une couche chitineuse plus épaisse; on conçoit qu'au point de vue mécanique, un tel système doive opposer une résistance considérable à la flexion.

Le faisceau strié est enveloppé par une gaine externe lisse qui prend naissance sous un assez long repli ectoplasmique correspondant au velum.

#### VI. *Rhabdostyla* (S. KENT).

Le style des *Rhabdostyla* présente la même structure que celui des *Epistylis*, mais un fait nouveau apparaît: l'inégalité dans la croissance des tigelles chitineuses du faisceau; celles-ci s'accroissent de moins en moins vite à mesure que l'on s'approche du centre du faisceau; il en résulte que la scopula, soulevée à la périphérie plus rapidement qu'au centre prend une forme conique; cette disposition s'accroît avec la croissance du style, et celui-ci renferme finalement un petit prolongement du corps de l'Infusoire, étiré par cette croissance inégale.

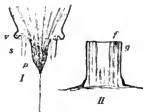


Figure 6. *Rhabdostyla*.

I. Coupe schématique de l'organe fixateur séparé du style. *s* scopula. *p* prolongement central avec un long cil scopulien terminal. *v* bourrelet péri scopulien. — II. Coupe schématique du style. *f* faisceau central (les tigelles périphériques ont crûes plus rapidement que les tig. centrales). *g* gaine externe.

VII. *Intranstylum* (nov. gen.). Nous avons créé ce genre pour trois espèces qui ne sont ni des *Carchesium*, ni des *Zoothamnium*, ni des *Epistylis*; ce sont: le *Carchesium aselli*

de ENGELMANN, l'*Epistylis Steinii* de WRZESNIEWSKY (23), très bien étudié récemment par J. EISMOND (4), et une variété nouvelle de cette dernière espèce.

Lorsqu'on arrache un de ces Infusoires de son style, on voit que la surface basale du corps porte une scopula bien caractérisée, dont le centre se prolonge en un long appendice plasmatique portant vers sa partie terminale seulement des cils scopuliens. Chez l'*Intranstylum Steinii* (WRZ.) le faisceau strié est normal et homogène à la base du style, mais un peu plus haut les tigelles périphériques sont seules développées, et le centre du faisceau forme un canal qui contient le prolongement plasmatique dont il vient d'être question; cette dis-

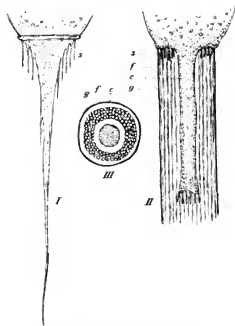


Figure 7. *Intranstylum*.

I. Aspect schématique de l'organe fixateur de l'*Intranstylum Steinii* séparé du style. *s* scopula — on voit le prolongement central effilé et portant encore *q. q.* cils scopuliens. — II. Coupe schématique de l'appareil fixateur chez l'*In. Steinii* var. *contrahens*. *s* scopula. *f* faisceau strié chitineux. *c* cordon central terminé par des prolongements scopuliens. *g* gaine externe.

position n'est en résumé que l'exagération de l'organisation caractéristique du pédoncule des *Rhabdostyla*. La variété *contrahens* (nobis) de l'*Int. Steinii* présente la même structure mais ici le prolongement plasmatique est plus long, mieux défini et contractile; il est devenu un cordon central; le faisceau strié est assez souple pour permettre des mouvements de flexion pendant la contraction de ce nouvel élément. Le style de ces deux



espèces est enveloppé par une gaine externe plus ou moins grossièrement plissée.

L'organisation du pédoncule chez l'*Intranstylum aselli* (EXGL.) est plus complexe (10); le cordon central est très contractile et contient quelques myonèmes différenciés; il porte à sa partie inférieure quelques cils scopuliens qui donnent naissance à des tigelles

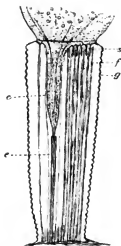


Figure 8. *Intranstylum aselli*.

Conpe schématique de l'appareil fixateur.

s scopula. f faisceau strié excentrique. c cordon central terminé par un fin et long prolongement situé dans un tube chitineux plus volumineux. e endostyle. g gaine externe régulièrement plissée.

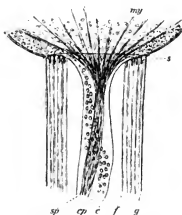


Figure 9. *Zoothamnium*.

Conpe schématique de l'appareil fixateur.

s scopula. f faisceau strié. g gaine externe. Le cordon central comprend le spasmonème sp, le cordon plasmatique cp et une cuticule c. my myonèmes.

tubulaires, et se termine lui même par un prolongement effilé d'une grande longueur entouré par un tube chitineux plus large que les autres (endostyle). Le faisceau strié de cette espèce au lieu d'être annulaire au niveau du cordon central comme chez les deux espèces précédentes est excentriquement disposé; au point de vue mécanique il se comporte donc comme une verge élastique placée sur le côté du cordon central, ployant pendant la contraction de celui-ci et se redressant après; c'est en quelque sorte un ressort antagoniste.

VIII. *Zoothamnium* (EHRENBURG). Chez les *Zoothamnium*, le cordon central commence à la base du pédoncule et montre une structure hautement différenciée; il comprend en effet un spasma-

nème (G. ENTZ [6]) très contractile, dont la structure nous est apparue finement réticulée chez quelques espèces; autour de cet élément le cordon plasmatique (G. ENTZ) décrit une hélice allongée; ce dernier présente une structure complexe, comportant un fin réticulum dans les mailles duquel se trouvent des sphérules particulières dont le rôle est encore inconnu.<sup>1)</sup> Il existe une scopula bien caractérisée et un faisceau strié annulaire.

Le développement du style est intéressant à suivre parce que, à ses débuts il traverse une phase correspondant à la structure de celui des *Rhabdostyla* et des *Intranstylum*.<sup>2)</sup>

IX. *Carchesium* et *Vorticella*. Ces Infusoires possèdent les pédoncules les plus hautement organisés qu'il soit possible de

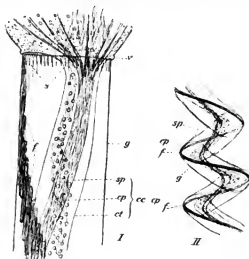


Figure 10. *Carchesium*.

I. Aspect schématisé de l'appareil fixateur. *s* scopula périphérique. *f* faisceau strié formé de courtes tigelles disposées en escalier et en hélice. *cc* cordon central, comprenant le spasmonème, le cordon plasmatique et la cuticule. — II. Schéma du pédoncule contracté. Le faisceau strié *f*, joue le rôle d'un ressort à boudin. Au centre le spasmonème est contracté en hélice *sp*.

<sup>1)</sup> Le tentacule des Noctiluques présente, d'après VIGNAL une structure que nous croyons comparable à celle-ci (20).

<sup>2)</sup> Le *Zoothamnium arbuscula*, étudié par GESA ENTZ (6), possède un pédoncule dont la structure est extrêmement complexe; n'ayant jamais en l'occasion d'examiner cet être, nous ne pouvons savoir comment il se rattache à la série des formes que nous étudions dans ce travail.

trouver chez les Discotriches (9—12). Le cordon central comprend comme chez les *Zoothamnium* un tégument, continuation de celui du corps de l'Infusoire, qui constitue une délicate enveloppe cylindrique; l'intérieur se trouve rempli par un suc cellulaire au milieu duquel le spasmonème et le cordon plasmatique s'enlacent dans leurs spires parallèles. Le spasmonème nous a semblé strié transversalement chez la *Vorticella convallaria*, tandis qu'il est finement réticulé chez le *Carchesium polypinum*; il contient lui-même un cordon axial. Le cordon plasmatique est constitué chez les *Vorticella* par une file de sphérules reliées par un fin réseau; chez le *C. polypinum* il est beaucoup plus volumineux, comme chez les *Zoothamnium*.

Chez les *Vorticella* et les *Carchesium* la partie inerte et chitineuse du style est réduite au strict nécessaire, mais son agencement lui permet, tout en laissant la plus grande liberté à l'élément contractile du pédoncule, d'avoir un effet utile considérable pendant l'extension de l'appareil fixateur. Il existe autour du pédoncule de ces Infusoires une gaine externe doublée elle-même d'une fine gaine interne; ces deux éléments sont hyalins, délicats et sans aucune rigidité; à la face interne de cette enveloppe on observe des batonnets chitineux très minces, d'une longueur de 3 à 5  $\mu$  disposés parallèlement et en escalier les uns à côté des autres; ils forment ainsi une hélice à pas allongé qui décrit un grand nombre de spires autour du pédoncule; ces batonnets, résistants, élastiques, de nature chitineuse, ne sont pas autre chose que les tigelles du faisceau strié des autres Vorticellides, disposés de manière à réaliser un ressort à boudin; cette disposition permet au pédoncule de se contracter en hélice serrée d'une façon caractéristique, et de se dérouler rapidement ensuite; il en résulte une grande amplitude et une grande promptitude dans les mouvements.

Les rapports de ces différents éléments avec ceux du pédoncule des autres Vorticellides ne peuvent être saisis que par l'étude *in vivo* du style en voie de développement. Une *Vorticella convallaria* qui ayant mené quelques temps une vie errante et vagabonde se dispose à former son pédoncule, possède une scopula bien caractérisée, mais de très petites dimensions; à l'aide de celle-ci, l'Infusoire se fixe à un objet et sécrète aussitôt un faisceau chitineux et une gaine externe; c'est le stade *Epistylis*; celui-ci dure peu et bientôt les tigelles chitineuses cessent de croître dans un espace excentriquement disposé par rapport à la section circulaire du pédoncule; il en résulte en ce point un étirement du corps de l'Infusoire,

et la formation d'un cordon central; c'est le stade *Rhabdostyla*. A ce moment le disque basal de la Vorticelle comprend: 1° un mince bourrelet périscopulien; 2° une scopula réduite à une frange périphérique de petits cils immobiles; enfin

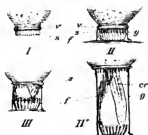


Figure 11. Vorticella.

Schéma de la formation du style. I. Aspect de la base du corps au moment de la fixation. *s* scopula. *r* bourrelet périscopulien. — II. Formation du faisceau strié. *f* et de la gaine externe *g* (stade *Epistylis*). — III. Stade *Rhabdostyla*; croissance inégale des tigelles, formation d'un prolongement central. — IV. Stade *Vorticella*. Formation du faisceau hélicoïdal, différenciation du cordon central *cc*.

tordu en hélice, commence à se différencier en spasmonème et cordon plasmatique; le style de la Vorticelle se trouve alors réalisé par une simple complication du processus que nous avons étudié chez les autres Vorticellides.

X. *Vaginicolinae*. Chez les *Vaginicolinae*, le style, lorsqu'il existe, présente la même structure que celui des *Epistylis*, mais il est compliqué par la coque qui prend naissance autour du disque basal, et n'est qu'une continuation de la gaine externe du pédoncule. Lorsque celui-ci n'existe pas, le disque basal est uni comme celui de la *Glossatella* mais sécrète une sole chitineuse qui le fixe aux objets.

XI. *Urceolaridae*. L'organe fixateur de ces êtres est extrêmement compliqué et différencié; nous n'entreprendrons pas ici de le rattacher à celui des *Vorticellidae* pas ce qu'il n'est pas encore assez connu; mais on peut dire qu'il est essentiellement formé de pièces squelettiques d'origine cytoplasmiques; or celles-ci apparaissent

3° un espace central circulaire sur un côté duquel s'insère le cordon central du pédoncule. En examinant avec soin les stades ultérieurs de ce développement, on constate que l'orientation du corps de l'Infusoire ne varie pas dans l'espace, mais que le point d'attache du cordon central subit un lent mouvement de rotation autour du centre du disque basal; on constate en même temps que la sécrétion chitineuse se localise dans les quelques cils scopuliens qui sont à l'opposé de l'attache du cordon central; elle suit donc le mouvement circulaire de cet élément, et c'est pour cette raison que les tigelles chitineuses ne sont pas continues et se disposent parallèlement en escalier et en hélice.

Pendant que s'accomplit ce développement, le cordon central, également

déjà chez quelques Vorticellides: la *Campanella umbellaria* possède autour du disque basal une armature périscopulienne formée de bâtonnets radiaires. Quoi qu'il en soit, on peut conclure, croyons nous, que l'appareil fixateur des Urceolarides est probablement un système de seconde formation, superposé puis substitué au style des Vorticellides tel que nous venons de l'étudier.

Nous voyons en résumé que les différentes formes d'appareils fixateurs présentées par les Vorticellides se ramènent à un schéma unique: un faisceau de cils immobiles adaptés à la fixation et devenus le siège d'une sécrétion chitineuse plus ou moins considérable.<sup>1)</sup>

XII. La Phylogénèse des Infusoires Discotriches. La structure comparée des organes fixateurs chez les Vorticellidae ne comporte-t-elle pas un enseignement au point de vue de la phylogénèse du groupe des Infusoires Discotriches? Nous le croyons, mais examinons d'abord les théories existantes quant à l'origine de ces êtres.

LACHMANN (15) a comparé les Vorticellidae à un infusoire tel que le *Chaetospira* fixé au fond d'une coque et disposant son cou en spirale; cette hypothèse, si intéressante soit-elle, est trop insuffisante pour être utilement discutée.

BÜTSCHLI (2) a émis une théorie complète de l'origine de ces êtres, remarquable par son ingéniosité. Une telle théorie doit pouvoir expliquer la frange adorale dextrogyre des Vorticellides en opposition avec les péristomes sénestres des autres Infusoires ciliés, et l'orientation du plan de division, parallèle au grand axe du corps de l'infusoire,

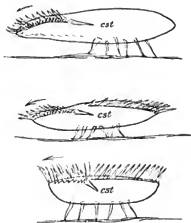


Figure 12.

Schéma représentant la formation d'un Infusoire Discotriche aux dépens d'un Hypotriche, telle qu'elle peut se faire suivant la théorie de BÜTSCHLI. — I. Hypotriche fixé par la face ventrale; frange adorale lévo-gyre. — II. Stade intermédiaire; la frange se développe dans le sens de la flèche. — III. La face ventrale devient dorsale et vice versa; la frange adorale se trouve alors dextrogyre..

<sup>1)</sup> Quel est le mécanisme de cette sécrétion? en étudiant la *Campanella umbellaria* par la méthode des coupes histologiques nous avons constaté que la

ce qui constitue une exception à la loi de HERTWIG sur la division cellulaire. Le savant professeur d'Heidelberg résout ce problème de la manière suivante; supposons un Infusoire à frange adorale sénestre voisin de *Licnophora*, qui est en somme un Hypotriche, et admettons que sa couronne ciliaire soit ventrale, comme elle l'est à l'origine du développement chez *Spirochona*; supposons que la couronne ciliaire devienne saillante, puis s'étende de manière à occuper toute la face ventrale de l'Infusoire, tandis que la zone adorale s'étend considérablement, entoure la couronne ciliaire, remonte jusqu'à la bouche et la dépasse par le côté dorsal; nous obtiendrons ainsi un animal chez lequel la zone adorale sera retournée en fait puisqu'ayant passé au côté dorsal de l'individu elle se trouve dans la même direction qu'une frange sénestre examinée par transparence à travers la face dorsale d'un Hypotriche; de plus l'axe morphologique se trouve à 90° avec sa situation primitive et si l'on suppose que l'axe biologique n'a pas varié on comprend facilement la division longitudinale des Vorticellides. Mais cette ingénieuse théorie est passible de plusieurs objections. Pour Y. DELAGE (3) „dénée de base . . . elle ne donne pas satisfaction aux exigences de l'esprit“; on peut dire en effet qu'elle manque de naturel parce que l'on ne comprend pas les causes de ces différentes transformations; en second lieu, cette hypothèse donne naissance à un être très voisin selon BÜTSCHLI, des Urceolaires, et ces derniers Infusoires seraient la souche des Vorticellides; or rien dans l'appareil fixateur des premiers ne peut expliquer ceux des seconds. En troisième lieu enfin, cette théorie place l'origine des Discotriches chez les Hypotriches; il est facile de montrer que, s'il existe entre ces deux groupes quelques traits communs, tels que l'existence d'une frange adorale, il existe de profondes différences dans la structure même de cette frange autant que dans son orientation, et qu'il en existe d'autres

base du corps est occupée par un plasma dense est très finement réticulé; la calotte basale (cortical) substance des auteurs allemands); au dessus du disque basal et de l'armature de la scopula on trouve des fibres élastiques (tonomitaum) et au dessus de celles-ci une disposition fibrillaire du cytoplasma qui est fortement sidérophile en ce lieu; au moment de la sécrétion du pédoncule ce plasma colorable n'existe plus, mais en revanche il existe tout autour des parties basales de la scopula une quantité de granulations sidérophiles et safranophiles; il semble possible que ces éléments représentent un ergastoplasma particulier qui se transformerait en chitine; celle-ci, dissoute ou à l'état naissant viendrait sourdre à l'extrémité des cils scopuliens, où elle se solidifierait; remarquons qu'au point de vue cytologique le faisceau strié du pédoncule correspond à une cuticule perforée (voir VIXON (21)).

encore dans la structure générale du corps de ces êtres différenciés dans deux directions entièrement différentes.

Le gros écueil des théories sur l'origine des Vorticellidae, et particulièrement de celle de BÜTSCHLI est le problème du changement de sens de la frange adorale; nous avons cherché nous même une autre solution en supposant que le cytostome actuel des Vorticelles soit une bouche de nouvelle formation et que le petit mamelon qui surmonte le disque d'un très grand nombre de ces Infusoires soit un vestige de la bouche primitive; si par la pensée on rétablit cet archéostome dans ses rapports avec la frange adorale, celle-ci devient lévogyre, puisque la partie orale de cette frange se trouve retournée bout pour bout. Mais aucun fait ne peut étayer une semblable hypothèse et l'on doit peut-être conclure que, à l'instar de bien des problèmes philosophiques sur lesquels on argutie indéfiniment, la question du retournement de la zone adorale est insoluble, pasqu'elle n'existe que dans notre esprit. D'ailleurs, cette question repose sur ce principe que la frange adorale des Vorticellides est déjà organisée définitivement chez les formes inférieures de la série telle que la Scyphidia et que par conséquent elle ne peut s'expliquer par elle même; mais cela est inexact, et c'est ici que l'étude de l'organe fixateur des Discotriches peut nous donner de précieuses indications; nous avons vu que le style des Vorticellidae peut se relier aux éléments fixateurs de quelques Isotriches par l'intermédiaire de l'Hemispeira asteriasi; or cet infusoire possède une frange adorale très primitive puisqu'elle équivaut, au développement des cils près, à une des cinq rangées ciliaires qui entourent le corps de cet être. FABRE-DOMERGUE considère cette forme „comme une des plus difficiles à loger dans l'échelle des Ciliés“ et WALLENGREN d'accord avec BÜTSCHLI la place chez les Urceolarinae dans la sous-famille Hemispeirina. Nous croyons au contraire que la place de l'Hemispeira est toute indiquée à l'origine de la famille des Vorticellidae, qu'elle relierait directement aux Isotriches. En effet, l'Hemispeira est ciliée, et son sillon ventral semble bien être la marque indélébile des phénomènes qui ont pu lui donner naissance.

Examinons un Ancystrum ou une forme voisine de cet Infusoire, fixé sur le manteau d'un Mollusque, par ses cils ventro postérieurs; il redresse un peu son extrémité antérieure, car s'il restait parallèle à son support l'effet utile de son organe vibratile buccal serait très réduit; supposons que ce mouvement de redressement s'accompagne d'un mouvement de torsion vers la droite (du

côte de la bouche) très vraisemblable chez un être aussi plastique qu'un Infusoire, en ce cas le corps doit diminuer en longueur, tandis qu'il augmente en hauteur, et les lignes ciliaires suivant la bouche dans son mouvement de redressement doivent constituer un sillon ventral; la ligne ciliaire adorale, plus développée que les autres chez l'*Ancystrum* doit en même temps se courber en un cercle parallèle aux lignes ciliaires du corps, et ainsi se trouve réalisée une forme presqu'identique à l'*Hemispeira* c'est à dire: possédant

un organe fixateur ciliaire; des lignes ciliaires circulaires remontant vers la bouche en formant un sillon ventral; une frange adorale primitive dextrogyre; un axe morphologique formant un angle de  $90^{\circ}$  avec sa situation primitive qui est restée celle de l'axe biologique. Ce n'est pas tout; un caractère des Discotriches est d'avoir la vésicule excrétrice située à côté de la bouche; or cette disposition existe déjà chez l'*Ancystrum*, tandis que chez la plupart des Ciliés cet organite se trouve à la partie postérieure du corps; mais pendant la natation, cette connexion primitive se rétablit, et comme les Vorticelles libres, l'*Ancystrum* nage la partie postérieure dirigée en avant et la vésicule ainsi que la bouche situées en arrière; peut être cet Infusoire a-t-il déjà subi des transformations qui ont déplacé le cytostome.

Ainsi nous trouvons réalisé par l'intermédiaire de quelques espèces bien connues une généalogie des Vorticellidae qui semble assez logique et assez simple parcequ'elle est allégée de quelques problèmes

inutiles. Mais, nous devons le dire, ce n'est qu'une théorie, c'est à dire un enchaînement de faits qui, pour être plus ou moins rationnel n'en est pas moins invérifiable dans la cas qui nous occupe. C'est

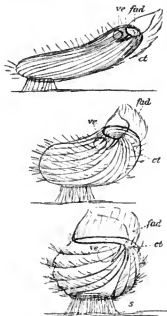


Figure 13.

Schéma représentant la formation de l'*Hemispeira* au dépend d'un Infusoire voisin de l'*Ancystrum* par un redressement de l'appareil buccal avec torsion vers la droite.

*fad* frange adorale. *ct* cytostoma.  
*ve* vésicule excrétrice.



une conception de l'esprit qui peut n'avoir aucun rapport avec la réalité des faits, et l'on est presque tenté de se demander pourquoi des Vorticelles auraient choisis une théorie plutôt qu'une autre comme moyen de transformation. Pourtant, nous ne voudrions pas dire que ces conceptions soient inutiles, car de deux choses l'une: ou bien l'hypothèse transformiste est exacte, et nos efforts doivent tendre à retrouver dans la mesure du possible, la phylogénèse d'un groupe tel que celui que nous étudions; ou bien elle est fausse, et notre effort n'aura pas été perdu puisqu'il nous aura fait avancer dans la recherche de cette classification naturelle qui est l'idéal du naturaliste, et qui est importante pour la biologie générale parcequ'elle peut donner la clef de bien des connexions.

C'est pourquoi nous voudrions avoir montré l'intérêt que présente la structure comparée des organes fixateurs chez les Vorticellidae tant au point de vue de la classification qu'à celui de l'organisation de ces petits êtres, et pour nous résumer, nous dirons que ces appareils sont essentiellement constitués par une sorte de bordure en brosse produisant une sécrétion chitineuse.

Paris, Mai 1905.

### Bibliographie.

- 1) BÜTSCHLI, O.: BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 1. Bd. Protozoa. 1887—89.
- 2) —: Versuch einer morphologischen Vergleichung der Vorticellinen mit verwandten Ciliaten. Morphol. Jahrb. 11. Bd. 4.
- 3) DELAGE, Y. et HÉROUARD: Traité de zoologie concrète. La Cellule et les Protozoaires. Paris 1896.
- 4) EISMOND, J.: Studya nad pierwotniakami. Pamiet. fizyogr. T. 13. Warschau 1895.
- 5) ENGELMANN: Zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 11 p. 347 1862.
- 6) ENTZ, G.: Die elastischen und kontraktile Elemente der Vorticellinen. Math. u. naturwiss. Berichte aus Ungarn Bd. X 1892.
- 7) EVERTS, E.: Untersuchungen über Vorticella nebulifera. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIII. Bd. 1873.
- 8) FABRE-DOMERGUE: Etude sur l'organisation des Urcéolaires. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. normale et pathologique T. XXIV 1888.
- 9) FAURÉ-FRÉMIET: Sur le pédoncule de q. q. Vorticelles. C. R. Acad. Sciences Paris 18 avril 1904.
- 10) —: Sur la structure du pédoncule du Charchesium aselli. C. R. Soc. Biologie Paris 2 juillet 1904.
- 11) —: L'appareil fixateur des Discotriches et ses indications au point de vue de la phylogénèse. ibid. 26 nov. 1904.

- 12) —: Sur la structure du pédoncule des Vorticellidæ. *ibid.* 3 décembre 1904.
  - 13) —: Sur la formation et la structure de la coque des Vaginicolinæ. *ibid.* 10 décembre 1904.
  - 14) —: Sur l'appareil contractile des Vorticellidæ. *ibid.* 17 décembre 1904.
  - 15) LACHMANN: Über die Organisation der Infusorien, besonders der Vorticellinen. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* V. 23 1856.
  - 16) MAUPAS: Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. *Arch. Zool. exp. et génér.* 2<sup>me</sup> série T. 1 1883.
  - 17) —: Sur les Suctociliés de M. de MERESCHKOWSKI. *C. R. Acad. Sciences Paris* 1882 T. 95.
  - 18) —: Sur les Suctociliés de M. de MERESCHKOWSKI. 2<sup>me</sup> note. *C. R. Acad. Sc.* 1883 T. 96.
  - 19) STEVENS, N. M.: Further Studies on the Ciliate Infusoria *Licnophora* and *Boveria*. *Arch. f. Protistenk.* 1903.
  - 20) VIGNAL, W.: Recherches histologiques et physiologiques sur la *Noctiluca miliaris*. *Travaux du Laboratoire d'histologie du Col. de France.*
  - 21) VIGNON: Recherches sur les épithéliums. Thèse de Paris 1904.
  - 22) WALLENGREN: Studier öfver ciliata Infusorier. Lund 1895.
  - 23) WRZESNIOWSKI: Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* T. 28 1877.
-



# Fauna Arctica.

Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen,  
 mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes  
 auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das  
 Nördliche Eismeer im Jahre 1898.

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen

herausgegeben von

Dr. Fritz Römer und Dr. Fritz Schaudinn  
in Frankfurt a. M. in Halensee bei Berlin.

Bisher erschienen:

## Band I.

[illegible]

## Band II.

[illegible]

## Band III.

## Band IV

17523

# Archiv

für

# Protistenkunde.

Herausgegeben

von

**Fritz Schaudinn**

Dallem bei Berlin.

Sechster Band. Drittes Heft.

Mit 9 Tafeln und 24 Textfiguren.



JENA

G. Fischer

# Inhalt.

ALBERT, V.: Über das Zoopurpurin, ein neues Pigment der Protozoa (Blepharisma lateritium [ENCK.]). (Mit 1 Textfigur).	227
DEBONI, J.: Sur l'Anchorina sagittata LEUCK., parasite de la Capitella capitata O. FABR. (Mit Tafel IX und X und 1 Textfigur).	230
BRANDT, K.: Beiträge zur Kenntnis der Colliden. (Mit Tafel XI bis XIV und 12 Textfiguren).	245
CAULLERY, M. u. F. MEUNIL: Recherches sur les Actinomyxidies. (Mit Tafel XV und 7 Textfiguren).	272
SCHNITZLER, H.: Über die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. (Mit Tafel XVI u. XVII und 3 Textfiguren).	309
Literaturliste	324

## Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Siehehen erschien

### Leitfaden

in das

## Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere.

Von

**J. von Uexküll, Heidelberg.**

Preis: 4. — Mark.

## Verlag von Gustav Fischer in Jena.

### Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem

Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Im Auftrag der Reichsanstalt für Wissenschaften, herausg. von Carl Chun, Prof. in Leipzig. Erstes der Expedition. Von der ersten Gruppe liegt die ozeanographische Ozeanographie und maritime Meteorologie des Herrn Dr. Gerhard Schott fertig vor. Dieselbe erscheint als erster Band des Unternehmens mit dem Nebertitel:

### Ozeanographie und maritime Meteorologie. Ein Beitrag zur

Reichs-Meeres-Arbeit herausg. von Dr. Gerhard Schott, Assistent der deutschen Seewarte in Hamburg. Mittheil. der Expedition. Meeres-Atlas von 40 Tafeln. Karten. Proben. Mittheil. der Expedition. 26 Tafeln. Karten. Diagramme und mit 35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 12 Mk.

Bei der Bearbeitung der Ozeanographie und maritimen Meteorologie sind vorwiegend zwei Gesichtspunkte, nämlich der geographische und der biologische berücksichtigt worden. Einmal sowohl für die Geographie, wie für die Biologie nutzbare Einblick in die physikalischen Verhältnisse der Tiefsee zu gewinnen, wurde die Darstellung nicht auf die „Vallée“-Messungen beschränkt, sondern auf die gesamte 184221 varienale Beobachtungsmaterial ausgedehnt. In gewissem Hinsicht wird der ozeanographische, der Atlantischen und Indischen Ozeane, welche die beiden Schwerpunkte in der zahlreichen konstruktiven Karten und Diagramme.

Während die Abhandlung der Tiefseebestimmungen, soferne nach H. v. Sars, die ersten zur Ausgabe. Von den nunmehr abgeschlossenen Bänden III, IV, VI und VII und die im Erscheinen begriffenen Bände VIII und X liegen folgende Abhandlungen vor:

### Bd. III.

Prof. Dr. Ernst Vahlhoffen. Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel I—VIII. — Die craspedoten

Fortsetzung siehe 3. Umschlag.

(Aus dem botanischen Laboratorium des medizinischen Frauen-Instituts  
in St. Petersburg. Nr. VIII.)

## Über das Zoopurpurin, ein neues Pigment der Protozoa (*Blepharisma lateritium* [EHRB.]).

Von

V. Arcichovskij (St. Petersburg).

(Hierzu 1 Textfigur.)

Als ich mit dem Bakteriopurpurin arbeitete,<sup>1)</sup> sah ich in einem der Kulturgefäße die üppigste Entwicklung eines purpurroten Infusoriums, das von Prof. Dr. SCHEWIAKOFF als *Blepharisma lateritium* (EHRB.) bestimmt wurde. Die Farbe des Infusoriums war sehr ähnlich jener der Purpurschwefelbakterien; ich wollte daher ihre Pigmente vergleichen.

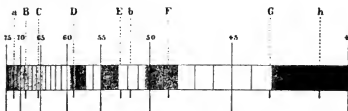
Im Spektrum von Purpurschwefelbakterien (*Chromatium vinosum*) gibt es drei Absorptionsbänder: I  $\lambda$  595–577, II  $\lambda$  545–510, III  $\lambda$  505–487, Endabsorption —  $\lambda$  425. Bei *Blepharisma lateritium* (lebend und in Kanadabalsampräparaten nach ENGELMANN) sehen wir ebenso drei Bänder, von denen das erste durch einen engen hellen Streifen halbiert ist: I  $\lambda$  600–570, II  $\lambda$  545–515, III  $\lambda$  510–480, Endabsorption —  $\lambda$  435. Die Spektren der lebenden Zellen sind also bei beiden sehr ähnlich. Ein gleiches ist aber nicht der Fall mit den sonstigen Eigenschaften der Farbstoffe. Das Bakteriopurpurin ändert, wie bekannt, seine Färbung bei der

<sup>1)</sup> Siehe V. ARCICHOVSKIJ, Zur Frage über das Bakteriopurpurin. Bull. du Jard. Imp. Botan. de St. Pétersbourg T. IV livr. 4.

Bearbeitung mit dem Alkohol. Die Bakterien werden dabei rötlich-braun, der Alkohol nimmt eine gleiche Färbung an, und man kann in der Lösung nach verschiedenen Methoden die Anwesenheit eines Lipochroms, des „Bakterioerythrins“, nachweisen.<sup>1)</sup>

Das Pigment von *Blepharisma lateritium*, welches ich Zoopurpurin nennen möchte, ändert sich in der Farbe bei dem Übergang in Alkohol nicht, und man kann im alkoholischen Anzüge kein Lipochrom finden.

Es war nicht schwer, mit ziemlich großen Mengen dieses Infusoriiums zu manipulieren, weil das letztere mit dem oberflächlich wachsenden farblosen Mycelium einen dichten purpurroten Filz bildete, der leicht zu schneiden und zu übertragen war. Wenn man einige Stückchen von diesem Mycelium in 96proz. Alkohol legt, so wird der Alkohol gleich weinrot. Das Spektrum der Lösung ist viel durchsichtiger, aber sonst ganz ähnlich dem der lebenden Infusorien. Weder Schwefelkohlenstoff noch Benzin, Petroläther und Xylol ziehen aus der alkoholischen Lösung das Zoopurpurin aus, was alle diese Reagentien mit dem Bakterioerythrin tun. Nur Aether sulfuris zieht das Zoopurpurin aus, wenn man ihn zur alkoholischen Lösung zugießt und dann mittels Wasser den Alkohol vom Äther trennt. Diese Trennung geht aber äußerst langsam vor sich, und noch nach drei Wochen bleibt unter der oberen ätherischen und unteren alkoholischen Schicht eine dichte Schicht einer rosaroten Emulsion nachweisbar.



Das Spektrum von ätherischer Lösung des Zoopurpurin I  $\lambda$  595–570, II  $\lambda$  550–530, III  $\lambda$  505–480, Endabsorption  $\lambda$  430.

Man kann laut diesen Angaben eine gewisse Reinigung des Zoopurpurins folgendermaßen anstellen: mit dem Schwefelkohlenstoffe zieht man aus der alkoholischen Lösung die möglicherweise beigemischten Pigmente aus den Gruppen „Chlorophyll“ und „Carotin“.

<sup>1)</sup> ARICHOVSKIJ l. c.



Wenn man dann das Zoopurpurin aus Alkohol in Äther überführt, kann man dabei noch eine Reihe von Stoffen trennen.

Die so erhaltene ätherische Lösung ist weinrot mit dem Stich in rosarote Färbung. Sein Spektrum ist auf nebenstehender Figur gezeichnet.

Bei dem Ausdampfen des Äthers bekam ich keine Kristalle. Der purpurrote Rest gibt keine der Lipochromreaktionen und löst sich in K (OH) mit einer braunen Verfärbung.

Die spektroskopische Untersuchung wurde mit dem ZEISS'schen Spektroskop-Okular ausgeführt.

## Sur l'*Anchorina sagittata* LEUCK., parasite de la *Capitella capitata* O. FABR.

Par

J. Cecconi (Vallombrosa).

(Avec Pl. IX et X et une Figure en texte.)

L'*Anchorina sagittata* LEUCK., parasite du tube digestif de l'Annélide polychète *Capitella capitata* O. FABR. et d'autres espèces appartenant au même genre, fut d'abord considérée comme un ver, de même que beaucoup d'autres grégaires.

Elle fut découverte en 1842 par OERSTED (1)<sup>1)</sup>, qui la figura et en donna une bonne description; en 1847 FREY et LEUCKART (2) l'aggrégèrent aux Grégaires; plus tard VAN BENEDEN (3), CLAPARÈDE (4), LEUCKART (5) et MINGAZZINI (6) s'en occupèrent. Ce dernier en donna, en 1893, une description minutieuse et exacte et plusieurs figures, pour montrer les passages graduels depuis les formes les plus jeunes jusqu'aux adultes. En 1897 MESNIL et CLAPARÈDE (7) rappelèrent, pour le même ver de Wimereux, une grégaire, qui appartient au type décrit et figuré par CLAPARÈDE, dépourvue cependant des deux pointes latérales.

Pendant un cours d'études que je fis à la station zoologique de Naples (hiver 1900), sachant que la *Capitella capitata*<sup>2)</sup> est très commune dans le golfe de Naples, j'examinai, à l'état frais et à plusieurs reprises, l'*Anchorina sagittata*, pour trouver tous les divers stades de son développement. Je pus ainsi confirmer ce

<sup>1)</sup> Les nombres entre parenthèse se rapportent à l'index bibliographique.

<sup>2)</sup> Ce ver vit exclusivement dans la boue noire qui sent fortement l'hydrogène sulfuré.

qu'avait dit M. MINGAZZINI, savoir: qu'on ne trouve jamais des formes enkystées dans le matériel frais, tandis que CLAPARÈDE dit qu'il a souvent trouvé deux individus enkystés dans les *Capitella* examinées par lui aux îles Hébrides.<sup>1)</sup>

Je fixai le matériel avec des liquides divers (solution saturée de sublimé en eau de mer, formaline en eau salée,<sup>2)</sup> sublimé alcoolique acétique de MINGAZZINI), et je colorai avec de l'hämalaun de MAYER et avec la triple coloration de MINGAZZINI.<sup>3)</sup>



Avec cette dernière je réussis à obtenir de brillants résultats, surtout dans la différenciation des divers éléments.

L'examen des sections confirma les observations que j'avais faites à l'état frais: il n'existe ni formes enkystées, ni phases ultérieures de développement après celle adulte. En revanche, je vis aussitôt quelle importance aurait l'étude des relations qui passent entre la grégarine et la paroi intestinale de l'hôte; car je remarquai que tant les formes les plus jeunes que la plupart des formes bien développées étaient attachées à la paroi de l'intestin de la façon que je dirai plus avant.

Si diverses circonstances ne me l'avaient pas empêché, j'aurais publié dès lors mes premières observations pour apporter une contribution à cette partie si importante de la biologie des grégarines.

<sup>1)</sup> Dans mes remarques sur l'*Anchorina*, que je fis durant mon séjour à Naples, je trouve un fait qui me paraît digne d'être connu: le 24 décembre 1900, ouvrant une *Capitella*, j'y trouvai plusieurs *Anchorina* adultes. Les laissant sur le verre porte-objet entouré du liquide intestinal du ver, je les mis dans la chambre humide. Je les examinai plusieurs fois par jour avec le microscope, et j'observai que la forme élançée à ancre, caractéristique des *Anchorina* adultes, allait en s'accroissant peu à peu, jusqu'à ce que, au bout de 4 jours, le corps central s'était retiré au point de présenter une forme vésiculaire presque sphérique, laissant, cependant, encore voir l'extrémité postérieure pointue; les deux bras aussi étaient devenus plus courts et présentaient une extrémité arrondie plutôt que pointue; la partie antérieure du corps, tout en conservant son sommet, avait pris une forme épatée. (V. la figure en regard qui reproduit une esquisse que je fis dans mes cahiers.) La tendance qu'ont les individus adultes d'*Anchorina* de prendre, dans la chambre humide, une forme vésiculaire sphérique semble être un prélude à l'enkystement; au contraire, ces formes sphériques ne sont que l'effet de la pression osmotique. Toutefois il faut que je déclare que je n'ai jamais trouvé ces formes spéciales vésiculaires sphériques, ni en examinant le matériel vivant, après avoir ouvert le tube digestif, ni le matériel fixé dans les sections.

<sup>2)</sup> Formaline 40% 1 part, eau avec du sel à 1% 3 parts, alcool 90%.

<sup>3)</sup> Hématoxyline EMBLICH, carminum litique et acide picrique.

et sur laquelle on ne savait rien alors; on savait seulement que quelques grégaires, dès les premiers stades de leur développement, vivent dans l'intérieur de la paroi intestinale et qu'elles passent ensuite dans la cavité digestive.

Ce fut précisément en 1900 que l'on commença à publier des travaux sur ce sujet. MESS. LAYERAN et MESNIL (8) mentionnèrent un cas d'hypertrophie suivie d'atrophie des cellules de l'épithélium intestinal dans les larves d'*Attagenus pellio*, produit par la grégarine *Pyxinia Frenzelii*; en 1901 SIEDLECKI (9), étudiant la *Laukesteria ascidiae* R. LANK., trouve qu'un sporozoïte pénètre dans la cellule épithéliale, prend la forme d'un corpuscule allongé et arrondi, et se transforme aussitôt dans une petite grégarine, qui présente déjà tous les caractères de l'espèce; la petite grégarine se place près du noyau et commence à s'accroître très rapidement; tandis que le noyau et le protoplasme s'hypertrophient, la cellule s'atrophie, et la grégarine, ayant rompu son enveloppe et traversé l'épithélium, devient libre et passe dans la cavité digestive; là elle peut commencer aussitôt l'acte sexuel en s'unissant avec un autre individu, ou elle s'attache de nouveau à la paroi, sans exercer aucune action hypertrophiante sur la cellule.

Ce dernier stade, où le parasite est extracellulaire, fut observé par SIEDLECKI lui-même dans un *Ptercephalus* de *Scolopendra*, lequel a l'épimérite composé de nombreux filaments qui s'insinuent entre les cellules épithéliales, sans pourtant avoir une action particulière sur celles-ci. Dans la même année (1901) CAILLERY et MESNIL (10), traitant du parasitisme intracellulaire des grégaires, en résumant les faits, lesquels montrent clairement la grande variété des rapports entre les grégaires et l'épithélium intestinal: on a tous les degrés, depuis le développement tout extracellulaire jusqu'à l'accroissement presque tout intracellulaire; les grégaires aussi, comme les coccides et beaucoup d'autres sporozoaires sont capables de déterminer une hypertrophie des cellules.

En 1902 LÉGER et DUBOSCQ (11) firent une étude approfondie de l'intestin des hôtes et examinèrent surtout la nutrition des grégaires.

En 1904 BRAZIL (12), dans une étude sur l'appareil digestif des Annélides polychètes, mentionne non seulement les sporozoaires parasites de la *Lagis Koreni*, mais il consacre un chapitre à eux et aux réactions épithéliales de l'intestin causées par un sporozoaire indéterminé qui provoque dans les cellules infectées des phénomènes d'atrophie commençant par le noyau.

Dans la même année (1902) LÜHE (13) résuma ce que l'on connaissait sur la structure et le développement des grégariines, en traitant aussi des relations avec l'épithélium; et LÉGER et DUBOSQ (14), en décrivant le développement des premiers stades des grégariines des trachéates, s'occupèrent aussi de l'épithélium des hôtes et des rapports entre les grégariines et les cellules épithéliales. Ils distinguèrent dans le développement de ces grégariines quatre types principaux qui vont de la grégariine tout extracellulaire (*Pterocephalus*) jusqu'aux grégariines complètement intracellulaires (*Stenophora*).

Ce qui résulte clairement de cet aperçu bibliographique c'est que, jusqu'aujourd'hui, non seulement on ne connaît pas le cycle de développement de l'*Anchorina sagittata*, mais les relations entre les divers stades de développement et la paroi sont également inconnues. C'est pourquoi je me résolus de reprendre, dans mes dernières vacances d'hiver, mes notes, l'étude des préparations nombreuses que j'avais faites autrefois à la Station zoologique de Naples et à l'Institut forestier de Vallombrosa, et de sectionner encore une partie du matériel que j'avais fixé et enclos dans la paraffine.

A fin de faire cette étude dans les meilleures conditions, j'exécutai mes recherches, en partie, à l'Institut supérieur de Zoologie des Invertébrés de Florence, dirigé par l'illustre prof. Pie MINGAZZINI, auquel j'exprime ici ma vive reconnaissance pour la généreuse hospitalité qu'il voulut bien m'accorder, en mettant à ma disposition la bibliothèque et tout le laboratoire.<sup>1)</sup>

L'examen de toutes les sections faites avec du matériel recueilli en divers mois de l'année, fixé et coloré de différentes manières, me convainquit que peu me resterait à ajouter à ce que l'on connaissait déjà sur les stades de développement de la grégariine. En effet, je ne pus découvrir, dans la *Capitella*, aucune trace des phénomènes divers de sa multiplication, tandis que les jeunes formes se voyaient attachées à la paroi intestinale.

On peut admettre comme probable que les grégariines devenues adultes sont ingérées avec l'hôte par quelque autre animal marin, dans le corps duquel se passe leur transformation ultérieure et peut-être aussi la copulation, ou bien que les déjections de la *Capitella* sont ingérées.

Quant aux formes enkystées, décrites par CLAPARÈDE, il faut supposer qu'on est en présence d'un parasite divers, convive de

<sup>1)</sup> C'est avec une vive douleur que je communique au lecteur la mort de l'illustre professeur MINGAZZINI arrivée, durant l'impression de cette note, à Florence le 25 Mai 1905.

l'*Anchorina*, ce qui, du reste, a été démontré. Il y a encore une autre supposition qui se présente: peut-être, dans les régions septentrionales, l'*Anchorina* atteint-elle, dans l'intestin de la *Capitella*, un degré de développement plus avancé que celui qu'elle atteint dans les *Capitella* du golfe de Naples.

Il est probable que les sporozoïtes de cette *Anchorina*, renfermés dans la spore et pénétrés à travers l'ouverture buccale avec la boue que le ver engloutit pour se nourrir des substances organiques et des menus organismes renfermés dans la boue, sont délivrés dans la lumière intestinale par l'effet du suc digestif de la *Capitella* et qu'ils s'attachent ensuite à la paroi de l'intestin.

Ce qui prouve ma supposition, c'est que je ne trouvai que très peu de grégaires adultes libres dans la cavité intestinale et une seule fois deux individus adultes libres en contact intime entre eux, tandis que j'observai nombre d'*Anchorina* en divers stades de développement attachés à la paroi de l'intestin moyen.

Avant de continuer à décrire le fait que j'ai observé, je veux signaler la présence d'autres parasites enclos dans l'épithélium intestinal. Une observation peu attentive pourrait faire supposer qu'il s'agit de divers stades d'évolution de l'*Auchoriua*. Je trouvai, dans quelques sections, des cellules intestinales qui contenaient, dans leur intérieur, un coccide (tab. X fig. 12, 13) présentant les caractères indiqués par MESNIL et CAULLERY, et qui, depuis longtemps, avait été figuré et interprété par FISCHER (15) comme un œuf non mûr.<sup>1)</sup>

Contrairement à l'assertion de MESNIL et CAULLERY, qui ont soutenu que le coccide était constant et très abondant dans le matériel provenant de S. MARTIN (Cotentin) et qu'il n'existe point dans le golfe de Naples, je soutiens qu'ils se trouvent aussi dans la *Capitella* que j'ai étudiée.

Il est absolument indispensable, dans l'étude d'un parasite, unicellulaire intestinal, de connaître tous les plus petits détails de la structure de la paroi de l'intestin de l'hôte, surtout quand, comme dans le cas présent, on ne connaît pas encore tous les stades de développement du parasite. Ce dernier peut avoir des stades intracellulaires, comme il a été démontré pour quelques grégaires. Je consultai le travail de FISCHER et la monographie d'EISIG (16) pour ce qui regarde la structure intime de l'intestin de *Capitella capitata*.

Cependant, comme je n'y trouvai pas les renseignements dont

<sup>1)</sup> Dans son travail FISCHER rappelle d'avoir trouvé en quantité les grégaires figurées par OERSTED.

j'avais besoin, je me mis à examiner particulièrement l'intestin moyen; car on trouve, dans cet organe, toujours des grégarines attachées, dans tous les stades de leur développement, disposées plus ou moins perpendiculairement à la paroi.

L'intestin de *Capitella capitata* consiste, comme on sait, de la bouche, de l'œsophage qui occupe les premiers neuf segments, de l'intestin moyen, caractérisé par de spacieuses chambres divisées entre elles par des rétrécissements et correspondant aux divers métamères, et finalement de l'intestin postérieur et de l'anus. La région moyenne centrale est traversée par le typhlosolis, dans lequel je trouvai, très rarement, quelque *Anchorina* adulte libre dans sa cavité.

Un examen superficiel de la conformation histologique de l'épithélium de la paroi intestinale et des cellules diverses qu'on y trouve pourrait facilement induire dans une erreur d'interprétation l'observateur peu expérimenté. On y trouve des formes cellulaires, qui, à première vue, paraissent être les stades juvéniles intracellulaires de grégarines. En effet on trouve (tab. IX fig. 1), alternant avec les cellules communes de forme cylindrique et de contenu protoplasmique peu coloré, des cellules de la même forme avec un contenu protoplasmique intensément coloré, et des formes cellulaires à massue avec la partie gonflée dirigée vers la cavité de l'intestin et avec l'extrémité opposée, souvent affilée, plus ou moins allongée, quelquefois si allongée qu'elle occupe presque toute la hauteur de l'épithélium intestinal.

Ces formes se présentent quelquefois fournies d'un noyau très évident; elles contiennent un petit nucléole et possèdent un protoplasme assez fortement colorable avec l'hématoxyline, de manière que leur coloration les fait très bien distinguer parmi les cellules cylindriques, parmi lesquelles elles sont insérées (tab. X fig. 11); quelquefois, au contraire, leur noyau n'apparaît presque point, et leur protoplasme se présente formée de grandes sphérules peu nombreuses ou bien de petites sphérules plus nombreuses.

Il est évident que ces formes ne sont que des cellules à forme de massue si bien décrites, figurées et interprétées par BRAZIL dans l'intestin d'un autre Annélide polychète sédentaire, la *Lagis Koreni*.

Ces cellules sont des éléments sécrétoires, qui présentent leur cytoplasme sous des aspects divers, selon le degré de développement du matériel de sécrétion; leur contenu se colore intensément en bleu violet avec l'hämalaun de MAYER, et en bleu foncé dans les sections soumises à la triple coloration de MINGAZZINI.

Ces éléments peuvent facilement être pris pour des formes parasitiques unicellulaires, et surtout pour les grégaires dont nous nous occupons ici, quand on les examine en sens longitudinal. Mais, à un examen superficiel, l'observateur peut facilement prendre le change, quand il examine, en coupes transversales, l'épithélium intestinal et avec ce dernier les cellules; elles se présentent alors comme des éléments arrondis, sans ou avec noyau, selon le point où la section a eu lieu; elles ressemblent alors à des formes unicellulaires, qui, à cause de leur coloris différent de celui des cellules communes, ont l'apparence de formes parasitiques.

Sans entrer dans des détails sur les autres cellules qui composent la paroi intestinale de *Capitella*, je dirai seulement que, en examinant la paroi de l'intestin en section longitudinale, on trouve que l'épithélium n'a pas une hauteur uniforme, mais qu'il présente des élévations alternant régulièrement avec des abaissements, dans lesquels on trouve généralement fixées les grégaires. Cette disposition sert, sans doute, de protection aux sporozoïtes, qui pénètrent dans ces creux, dans lesquels leur développement se passe avec facilité, parce qu'ils sont protégés par l'épithélium environnant plus élevé.

Malgré des recherches minutieuses dans les sections exécutées avec coloration simple et triple, je n'ai jamais pu observer aucun stade de développement endocellulaire de cette *Anchorina*.

Dans certains cas il semble, à première vue, que les formes juvéniles de cette espèce sont encloses dans le protoplasme des cellules épithéliales intestinales; toutefois, une observation attentive démontre fausse une telle apparence, laquelle est due à l'épaississement assez remarquable de la section. En effet, la grégaire étant logée dans un creux épithélial couvert optiquement par un pli voisin de l'épithélium, il semble que le parasite est enclos dans les cellules les plus hautes, tandis que, en réalité, il ne l'est point (tab. X fig. 10).

L'infection des *Capitella* produite par l'*Anchorina* commence déjà dans les larves, comme il a été démontré par l'examen de ces dernières.

La fixation des sporozoïtes sur la paroi se passe dans un laps de temps très court, et leur accroissement est très rapide; cela doit être, à mon avis, la raison pour laquelle je n'en puis voir pas un, ni libre dans la lumière intestinale au voisin de l'épithélium et prêt à s'attacher à ce dernier, ni d'autres aussitôt après la fixation.

Le stade le plus jeune d'*Anchorina* que je trouvais très fréquemment, a une forme sphérique ou légèrement allongée, avec



le cytoplasme intensément coloré avec l'hämalaun de MAYER et avec l'hématoxyline, et pourvu d'un noyau presque sphérique portant dans son intérieur un nucléole sphérique bien développé (tab. IX fig. 2).

La jeune grégarine se présente adhérent à la paroi cellulaire de l'intestin, et précisément à l'extrémité libre de l'épithélium intestinal, moyennant un renflement vésiculaire de forme variable, qui se colore avec une intensité un peu moindre que le restant de son protoplasme.

On peut donc admettre qu'il se produit un renflement dans la partie antérieure du sporozoïte là où elle est en contact avec la paroi intestinale, et que, par ce renflement, la grégarine est attachée à l'épithélium intestinal.

En suite le corps de la grégarine s'allonge et s'accroît graduellement (tab. IX fig. 3, 4); à un moment donné, il prend la forme d'une cellule losangique (tab. IX fig. 5); aux flancs de la région moyenne, deux protubérances commencent à se dessiner, qui donnent lieu aux deux bras caractéristiques des formes adultes (tab. IX fig. 6, 7).

Le protoplasme de l'*Anchorina sagittata* se présente d'abord bien colorable et d'un aspect presque homogène; ensuite on y voit des granules plus colorables et assez gros, uniformément répandus sur son corps, excepté sur le prolongement de l'apex, qui se dilate en vésicule. Cette granulation chromatophile apparaît parfois aussi dans les grégarines assez développées; mais c'est la graduelle disparition de ces granules chromatophiles qui donne le caractère d'adulte, et bien souvent, en effet, on n'en aperçoit point sur leurs bras, ou bien ces derniers sont toujours moins chargés que le corps principal (tab. IX fig. 2—9).

Les bras sont, en effet, une formation caractéristique de l'adulte. Le protoplasme prend bientôt, dans les bras, l'aspect qu'il aura dans la forme à développement complet, c'est-à-dire, il présentera une granulation très fine, avec très peu ou point de granules chromatophiles gros.

Le noyau occupe d'abord la partie centrale, puis il paraît se déplacer vers la partie antérieure. Cet effet est dû à l'accroissement inégal des deux parties de la forme initiale. Comme la partie postérieure du noyau croît beaucoup plus que la partie antérieure, il paraît que le noyau se déplace vers la partie antérieure; et cela d'accord avec les travaux de VERWORN, HOFFMANN, KORSCHKE etc. lesquels traitèrent des relations du noyau et du protoplasme des cellules.

La forme, devenant adulte, s'accroît un peu aussi dans la partie antérieure du noyau, principalement parce que les bras apparaissent

dans le voisinage immédiat du noyau. C'est ainsi que ce dernier ne prend sa position définitive que dans la forme adulte, immédiatement derrière l'origine des bras.

Il est important de voir les modifications que subit la vésicule que je désigne sous le nom de vésicule d'adhésion: nous avons vu que, dans les formes les plus jeunes, elle se colore intensément presque à la façon du cytoplasme; ensuite, au fur et à mesure que la grégarine croît, cette vésicule devient de plus en plus nette; car, durant son accroissement, la substance colorable se répand dans son intérieur; quand la vésicule a atteint son plus grand développement, il est très peu colorable et bien net (tab. IX fig. 9).

Dans les formes très jeunes, la vésicule d'adhésion se présente généralement de forme sphérique, puis elle s'allonge transversalement au corps de la grégarine, et sa surface terminale se présente comme une ligne uniforme, régulièrement courbée; dans son intérieur, la substance colorable se répand peu à peu, devenant nette dans la zone de contact avec la paroi antérieure de la vésicule et présentant un contour antérieur régulièrement courbé ou un peu sinueux et même frangé.

Un rétrécissement, que nous désignerons par le nom de cou, sépare la grégarine de cette vésicule. Le cou, qui est à peine visible dans les formes les plus jeunes, croît en longueur, au fur et à mesure que les dimensions du parasite augmentent, et il présente de plus en plus le caractère morphologique d'une partie bien distinguée.

Cette vésicule d'adhésion atteint, dans la grégarine adulte, un développement assez considérable et une forme caractéristique de poire turgide adhérent, avec la majeure part de son volume, à la paroi intestinale et, nous l'avons vu, plongée dans les cavités nombreuses situées le long de la paroi.

Comme cette vésicule est une partie de la grégarine, et, par conséquent, entourée par une membrane, elle se présente, comme la grégarine, striée longitudinalement, et ces striures coïncident parfaitement avec celles de l'épicyte.

Quand la grégarine a atteint l'état adulte, la vésicule diminue peu à peu (tab. IX fig. 8), et perd sa turgidité; le cou accuse de plus en plus un rétrécissement en correspondance avec le sommet formé par les bras transversaux de la grégarine adulte, et, finalement, il se rompt dans cet endroit, de façon que la grégarine devient libre dans le contenu intestinal.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> J'ai vu moi aussi vers le sommet du corps central d'une forme adulte d'*Anchorina sagittata*, qui était logée dans la cavité du typhlosolis, le

Quelle est la signification de cette vésicule?

Avant de répondre à cette question, je cite un cas semblable, en partie, à celui de l'*Anchorina sagittata* que j'ai observé. Cet autre cas fut vu et décrit par SIEDLECKI dans la *Lankesteria ascidia*. SIEDLECKI établit, pour cette *Monocystis*, deux stades de développement, l'un intracellulaire et l'autre intraintestinal. Pendant le stade intracellulaire la *Lankesteria ascidia* produit l'hypertrophie et l'atrophie de la cellule épithéliale, dans laquelle le sporozoïte a pénétré, et, pendant le stade intraintestinal, la *Lankesteria*, ayant rompu son enveloppe cellulaire, devient libre dans l'intestin et peut commencer aussitôt l'acte sexuel, ou bien elle s'attache de nouveau à la paroi de l'intestin.

L'*Anchorina sagittata*, nous l'avons vu, manque tout à fait de stades intracellulaires, tant qu'elle est l'hôte de la *Capitella*, et, depuis la forme la plus jeune jusqu'à la plus adulte, elle reste attachée à l'intestin; puis elle se comporte comme la *Lankesteria ascidia* dans son second stade de développement, lorsqu'elle s'attache de nouveau à la paroi.

Dans la *Lankesteria ascidia*, cette fixation peut avoir lieu de deux façons: ou la grégarine cherche une surface plissée de l'épithélium intestinal, et, allongeant la partie antérieure, elle l'introduit dans le sillon qui se trouve entre deux plis épithéliaux, et s'attache par une simple pression entre les deux plis, ou bien elle adhère aux cellules intestinales moyennant son petit prolongement améboïde de protoplasme ialin, qu'elle peut avancer, selon SIEDLECKI, par une petite ouverture de la membrane. Ce prolongement sert comme une ventouse pour s'attacher à la paroi intestinale, sans, cependant, produire l'hypertrophie de la cellule ou des cellules qui se trouvent en contact. La vésicule qui se trouve dans la partie antérieure de l'*Anchorina*, correspond et est homologue au prolongement améboïde du protoplasme ialin, comme l'appelle SIEDLECKI, de la *Lankesteria ascidia*, avec la différence, toutefois, que le prolongement protoplasmique de cette dernière sort d'une ouverture de la membrane enveloppant le corps au moment où elle s'attache de nouveau à la paroi, après avoir atteint son plus grand développement; tandis que, dans l'*Anchorina*, ce n'est que le protoplasme, qui, sortant de la partie antérieure du sporozoïte, parvenu au con-

parasite appartenant au genre *Metchnikovella*, indiqué et décrit par CAULLERY et MESSIL (Sur un type nouveau, *Metchnikovella* n. g., d'organismes parasites des Grégaires, C. R. des Séances de l'Académie des Sciences, 1897).

tact avec la paroi intestinale, s'individualise peu à peu dans une vésicule de la façon qu'on a vue.

La vésicule de l'*Anchorina* se comporte de la même manière que le prolongement protoplasmique de la *Lankesteria ascidia*; car elle ne produit jamais l'hypertrophie de la cellule ou des cellules, avec lesquelles elle se trouve en contact.

La *Lankesteria ascidia*, dans sa fixation secondaire, presse si fortement, avec son prolongement protoplasmique ialin, la paroi intestinale qu'elle entre immédiatement en contact avec la surface intérieure de l'intestin, comme dit SIEDLECKI, lequel ajoute que la pression exercée par le prolongement antérieur de la grégarine est si forte qu'on voit souvent se former un petit enfoncement sur la surface de la cellule au-dessous du prolongement, enfoncement limité par un anneau protoplasmique, qui se colore fortement.

Ce que SIEDLECKI appelle anneau, doit être interprété comme une zone continue de protoplasme altéré, qui enveloppe l'extrémité intracellulaire du prolongement piriforme de la grégarine adhérente. Souvent, on observe cette zone aussi dans quelques stades de développement dans la surface antérieure de la vésicule de l'*Anchorina*.

Toujours est-il que la vésicule, dans cette espèce, est bien plus développée que le prolongement protoplasmique qui est émis par la *Lankesteria ascidia*. C'est naturel, car le prolongement sert à la *Lankesteria* déjà développée comme un simple organe temporaire de fixation, tandis que, dans l'*Anchorina*, cet organe se trouve dans tous les stades de son développement.

Après avoir décrit cette formation particulière de fixation de l'*Anchorina*, il me paraît opportun d'exprimer mon opinion sur la signification probable morphologique et physiologique de cette formation.

Doit-elle être considérée comme un simple organe adhésif, ou bien a-t-elle une signification plus complexe? Est-ce, en même temps, un organe de nutrition et de fixation à la paroi intestinale?

Il est hors de doute que l'on doit considérer la vésicule d'adhésion de l'*Anchorina sagittata* comme un organe de fixation, correspondant au prolongement protoplasmique que SIEDLECKI découvre dans la *Lankesteria ascidia*; toutefois, la grande différence de développement qui passe entre l'organe de fixation de l'*Anchorina* et celui de la *Lankesteria ascidia* pourrait faire naître l'idée que la vésicule, laquelle croît au fur et à mesure que le corps s'accroît et qui est bien développée et turgide dans l'*Anchorina*, lorsque celle-ci est près d'atteindre l'état adulte, a encore une autre

fonction, savoir celle d'absorption. Elle correspondrait alors à l'organe absorbant des grégaires intestinales des trachéates, lesquelles ont l'extrémité antérieure enclose dans la cellule épithéliale, tandis que le corps reste libre. Il est naturel que, dans ces grégaires, l'épimérite a aussi la fonction absorbante; car, immergé dans le cytoplasme cellulaire, il utilise pour la nutrition les substances nutritives qui pénètrent dans la cellule.

Dans les grégaires des trachéates, outre la nutrition moyennant les sucs épithéliaux absorbés par l'épimérite, on a admis aussi la nutrition moyennant les sucs intestinaux absorbés par la surface du corps. LÉGER et DUBOSQ. en parlant de la nutrition de ces grégaires, disent que ces deux modes de nutrition doivent être d'une interprétation variable selon la forme de l'épimérite et surtout selon l'âge. Ils ajoutent qu'à l'état juvénile la nutrition épithéliale est plus active que dans les stades ultérieurs, dans lesquels l'épimérite commence à s'atrophier, tandis que le corps du parasite s'est accru.

Dans l'*Anchorina*, au contraire, nous l'avons vu, il n'y a pas de stades de développement intracellulaire; par conséquent, la vésicule adhérente à la paroi de l'intestin est seulement un organe d'adhésion, et l'*Anchorina* remplit, dans les stades divers de développement extracellulaire, la fonction de la nutrition moyennant son corps.

Comme le développement de la vésicule d'adhésion se produit au fur et à mesure que le corps de l'*Anchorina* se développe, on pourrait supposer une fonction absorbante de la vésicule. Ce développement est pourtant nécessaire; car, au fur et à mesure que le corps de la grégaire s'accroît, il a besoin d'un appareil de fixation plus grand.

Du reste, il est probable qu'une partie minime de la nourriture est absorbée par la vésicule. Si cette fonction a lieu, elle doit se passer d'une manière peu active, sinon on devrait voir au moins les traces d'un courant nutritif de la cellule vers le parasite, et, dans la vésicule, on devrait observer quelque fait apte à justifier l'hypothèse d'une fonction nutritive moyennant cet organe.

C'est bien avec raison que SIEDLECKI interpréta le prolongement protoplasmique de la partie antérieure comme un simple organe de fixation, d'autant plus que, dans le cas décrit par lui, ce prolongement est très peu développé et qu'il se trouve dans la grégaire, quand celle-ci a atteint l'état adulte.

Un cas qui présente une certaine analogie avec celui que nous venons de décrire, a été trouvé dans *Pterocephalus*, dont les

sporozoïtes viennent en contact, moyennant leur rostre, avec la paroi intestinale, et la grégarine qui en dérive reste toujours extracellulaire sans produire l'hypertrophie. Nous pouvons, par conséquent, rapporter l'*Anchorina* au premier type établi par LÉGER et DUBOSCQ, qui y comprennent les *Pterocephalus*.

J'ai dit plus haut que le développement graduel de la vésicule d'adhésion est une nécessité pour l'*Anchorina*, qui va en augmentant son corps pour le fixer de plus en plus fortement à la paroi intestinale. La même interprétation peut être appliquée aux *Pterocephalus*, lesquels, comme nous savons, après avoir passé le stade juvénile, rendent plus stable et sûre la fixation à la paroi moyennant des filaments fixatoires, qui s'insinuent entre les cellules.

Voici les conclusions que je tire de mes recherches :

1° L'*Anchorina sagittata*, parasite du tube digestif de la *Capitella capitata*, ne présente pas de stades intracellulaires de développement et se maintient toujours extracellulaire.

2° Elle se fixe avec la partie antérieure du corps sur la paroi de l'intestin moyen, et précisément dans les sillons caractéristiques de cette région de l'intestin. Des formes adultes libres peuvent se trouver dans la cavité du typhlosolis.

3° La fixation se produit moyennant un processus protoplasmatique, lequel se change peu à peu dans une vésicule d'adhésion, dont la grégarine est toujours pourvue dans sa partie antérieure, depuis les stades les plus jeunes jusqu'à ce qu'elle adhère à la paroi intestinale.

4° La vésicule d'adhésion fonctionne, sans aucun doute, principalement comme organe de fixation, et se comporte comme la *Lankesteria ascidia* fixée secondairement dans les cellules de l'épithélium de la *Lankesteria ascidia* et comme le *Pterocephalus* de l'intestin de *Scolopendra*.

5° Quand la grégarine se détache, elle perd la connexion avec cet organe d'adhésion, lequel est, par conséquent, un organe temporaire.

6° Les phénomènes de multiplication de l'*Anchorina* ne se rencontrent pas le long du canal digestif de *Capitella*.

Du Laboratoire de Zoologie des invertébrés du R. Institut Supérieur de Florence, février 1905.

### Index bibliographique.

- 1) OERSTED, A. S.: *Conspectus generum specierum que Naiadum ad fannam Danicam pertinentium*. KRÖGER's naturhist. Tidskr. Bd. IV 1842 p. 133 tab. 3 fig. 8 et 9.
- 2) FREY & LEUCKART: *Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen Tiere*. 1847 p. 151.
- 3) VAN BENEKEN: *Histoire naturelle du genre Capitella*. Bulletin Ac. R. Belg. (II) vol. 3 n. 9—10 p. 11—12.
- 4) CLAPARÈDE: *Recherches anatomiques sur les Annélides . . . et Grégaires observées dans les Hébrides*. Mem. Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève 1861.
- 5) LEUCKART: *Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Tiere während des Jahres 1859*. Arch. f. Naturg. v. WIEGMANN 26. Jahrg. 1861.
- 6) MINGAZZINI: *Contributo alla conoscenza degli sporozoi*. Ricerche Lab. di Anat. norm. R. Univ. di Roma Vol. III 1893.
- 7) CAULLERY et MESNIL: *Sur trois sporozoaires parasites de la Capitella capitata*. C. R. de la Société de Biol. Paris 1897 p. 1005—1008.
- 8) LAVERAN et MESNIL: *Sur quelques particularités de l'Evolution d'une grégarine et de la réaction de la cellule hôte*. C. R. de la Soc. de Biol. Paris 1900 p. 554—557.
- 9) SIEBIECKI: (1) *Sur les rapports des Grégaires avec l'épithélium intestinal*. C. R. de la Soc. de Biol. Paris 1901 p. 81—83.  
—: (2) *Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les Grégaires*. Arch. d'Anat. microscop. t. IV fasc. I p. 87—100 1901.
- 10) CAULLERY et MESNIL: *Le parasitisme intracellulaire et la multiplication asexuée des grégaires*. C. R. Soc. Biol. Paris 1901 p. 84—87.
- 11) LÉGER et DUBOSCQ: *Les Grégaires et l'épithélium intestinal chez les Trachéates*. Arch. de Parasitologie t. VI 1902 p. 377—473.
- 12) BRAZIL, L.: *Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides polychètes*. Arch. de Zool. expér. et gén. 1904 n. 1—2.
- 13) LÜBE, M.: *Bau und Entwicklung der Gregarinen*. I. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. IV 1904 p. 188—198.
- 14) LÉGER et DUBOSCQ: *Nouvelles recherches sur les Grégaires et l'épithélium intestinal des Trachéates*. Arch. f. Protistenk. Bd. IV 1904 p. 335—383.
- 15) FISCHER: *Anatomisch-histologische Untersuchung von Capitella capitata*. Tab. II fig. 13 A, e, Marburg 1884.
- 16) EISIG: *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XVI, 1887.

### Explication des planches.

#### Planche IX.

Fig. 1. Section transversale d'intestin moyen de *Capitella capitata* avec cellules diversement colorables. Fixé au liquide de MINGAZZINI et coloré à l'Hämalaun de MAYER. Oc. 5 obj. 2 KOMISTKA.

Fig. 2—5. Jeunes stades de développement d'*Anchorina sagittata*. Fixé au sublimé dans l'eau salée, coloré à l'Hämalaun de MAYER. Oc. 12 obj. 4 ZEISS.

Archiv für Protistenkunde. Bd. VI.

16

Fig. 6—7. Stades plus avancés de développement d'*Anchorina*. id. id.

Fig. 8. Stade adulte d'*Anchorina*, prête à se détacher de la paroi intestinale, au moment où la vésicule d'adhésion disparaît peu à peu. id. id.

Fig. 9. Stade adulte d'*Anchorina* avec la vésicule l'adhésion bien développée et avec les bras très développés. Fixé à la formaline, coloré à l'Hämalaun de MAYER. Oc. 12 obj. 4 ZEISS.

#### Planche X.

Fig. 10. Grégaires qui paraissent se trouver dans le protoplasme des cellules épithéliales les plus hautes, mais qui, en réalité, se trouvent sous un sillon de l'épithélium; cette apparence est due à l'épaisseur assez remarquable de la section. Fixées au sublimé en eau de mer, colorées à l'Hämalaun de MAYER. Oc. 12 obj. 4 ZEISS.

Fig. 11. Forme cellulaire typique à massue, qui pourrait erronément être interprétée comme un stade intercellulaire de grégaire. Fixé à la formaline, coloré à l'Hämalaun de MAYER. Oc. 12 obj. 4 ZEISS.

Fig. 12—13. Coccide contenu dans les cellules de la paroi intestinale de *Capitella capitata*. Fixé à la formaline, coloré à l'Hämalaun de MAYER. Oc. 12 obj. 4 ZEISS.



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Beiträge zur Kenntnis der Colliden.

Von

K. Brandt (Kiel).

2. Abhandlung.

(Hierzu Tafel XI—XIV und 12 Textfiguren.)

### III. Über den Bau, die multiple Kernteilung und den Generationswechsel von Thalassicollen.

Nachdem ich im I. Bande dieses Archivs (S. 59—88) zwei Beiträge zur Kenntnis der Colliden, und zwar I. über Bau und Fortpflanzung der Thalassophysiden und II. über die Einteilung der Colliden und ihre Stellung im System der Radiolarien, veröffentlicht habe, lege ich nun die Ergebnisse meiner im Winter 1886/87 in Neapel gemachten Studien über den Bau und den Generationswechsel von Thalassicollen vor. Über die eigentümlichen Kernteilungsvorgänge, die sich bei der Bildung der Isosporen und andererseits der Anisosporen abspielen, habe ich schon kurz berichtet (1890).

Die ausführliche Darstellung hatte ich in den Ergebnissen der Plankton-Expedition bei der Beschreibung der Colliden des Atlantischen Ozeans geben wollen unter Verwertung der Kernstudien an anderen Colliden-Arten. Da aber bei der Fülle des Materials die Bearbeitung leider noch nicht abgeschlossen werden kann, so möchte ich meine kurze Mitteilung in einigen Punkten ergänzen und außer den schon veröffentlichten schematischen Skizzen auch näher ausgeführte Abbildungen vorlegen.

Die Technik ist seit Ausführung meiner Untersuchungen (1885 bis 1887) weit vorgeschritten. Vor allem aber ist durch die aus-

gezeichneten Untersuchungen von SCHAUDINN und anderen Protozoenforschern nicht bloß der Generationswechsel, sondern auch die Vielkernbildung, die zuerst bei Radiolarien konstatiert waren, bei zahlreichen Protozoen sehr verschiedener Abteilungen nachgewiesen und in gründlicher Weise verfolgt worden.

Wenn ich mir auch der Lücken meiner älteren Untersuchungen bewußt bin, so glaube ich doch durch Veröffentlichung derselben Nutzen zu stiften, weil ich sehr umfangreiches Material untersucht habe und auf Grund der Schnitte von mehr als 300 *Thalassicollen* aus Neapel die wesentlichsten Stadien der beiden Fortpflanzungsweisen der *Thalassicolliden* darlegen kann. Die vorhandenen Lücken werden sich bei erneuter Untersuchung an frischem Material und unter Anwendung verbesserter Methoden bald ausfüllen lassen.

### 1. Der Bau der *Thalassicolla*-Arten.

*Thalassicolla nucleata* ist im vegetativen Zustande eine kuglige, einkernige Zelle, deren Bau der Taf. 11 Fig. 1 dargestellte Schnitt zeigt. Im Centrum der Kugel liegt der große Kern (Binnenbläschen genannt), in dem eine Kugel von Chromatinfäden schwebt. Der Kern ist von dem intrakapsularen Plasma umgeben, welches Vakuolen, Ölkugeln und Konkretionen, die in „Eiweißkugeln“ liegen, enthält. Das intrakapsulare Plasma wird von der porösen, aus Platten zusammengesetzten Centralkapselmembran umgeben. Das Extrakapsularium besteht vor allem aus dem extrakapsularen Plasma, das in einer Schicht die Centralkapsel umlagert (Pseudopodienmutterboden) und sowohl die Pseudopodien als auch die Vakuolenwände bildet. Die Vakuolenflüssigkeit, ferner die zwischen den Vakuolenwänden und den Pseudopodien befindliche Gallerts substanz und endlich auch die dicke Schicht von schwarzem Pigment, die die Centralkapsel unmittelbar umgibt, stellen Abscheidungen des extrakapsularen Plasmas dar. Vakuolen und Gallerte setzen den Sehwebapparat zusammen. Das gesamte Extrakapsularium kann, wie zuerst SCHNEIDER, später CIENKOWSKI, R. HERTWIG, VERWORN und ich gezeigt haben, nach vollständiger Entfernung wieder von der Centralkapselmasse aus neu gebildet werden.

Von der Gattung *Thalassicolla* habe ich drei Species in Neapel lebend untersucht. Zwei derselben stimmen in den meisten Punkten mit den von HAECKEL genauer geschilderten Arten *Thalassicolla nucleata* HUXL. und *Thalassicolla spumida* HKL (1887) überein, während die dritte sich mit den bereits bekannten Arten

nicht in Beziehung bringen läßt. Ich schlage für diese neue Art den Namen *Thalassicolla gelatinosa* (wegen der schleimigen Beschaffenheit der Gallerte) vor und stelle in der nachstehenden Übersicht die Eigenschaften der 3 Arten genauer, als es bisher geschehen ist, zusammen.

a) *Thalassicolla nucleata* HUXLEY (emend. BRANDT).

Durchmesser des ganzen Tieres meist 3 mm (bis 5 mm).

Extrakapsularium. Zahlreiche Vakuolenlagen. Pseudopodien meist radiär, deutlich, körnerarm. Extrakapsuläres Pigment schwärzlich, nicht löslich in Alkohol; dicker Mantel. Gelbe Zellen spärlich, oft fehlend.

Centralkapselmembran in Felder geteilt.

Kern mit dünner Kernmembran und dicken Chromatinfäden.

Ölkugeln 0,013—0,018 mm groß, die größeren bräunlich oder orangefarben. Eiweißkugeln 0,022—0,04 mm, bei Exemplaren, die im Ausschwärmen begriffen sind, 0,04—0,052 mm groß und bläulichförmig. Konkretionen doppelbrechend, von 0,0138 mm Durchmesser.

b) *Thalassicolla gelatinosa* n. sp.

Durchmesser des ganzen Tieres 5—6 mm.

Extrakapsularium. Gallerte stets mehr schleimig, wird durch Alkoholbehandlung sofort stark verändert. Die Gallerte verwandelt sich dabei in eine dünne Haut. Daher ist eine gute Konservierung nur mit Pikrin- oder Chromsäure, nicht aber mit Alkohol zu erreichen. Eine Vakuolenlage dicht an der Centralkapselmembran; dann folgt der breite Gallertmantel. Pseudopodien sehr fein und undeutlich, mehr netzförmig als radiär, sehr reich an Körnchen. Auch Tropfen homogenen Plasmas (manchmal bis 1 mm groß) zwischen den Pseudopodien. Sehr dünne Lage von bräunlichem Pigment ganz dicht an der Centralkapselmembran. Dasselbe wird in Alkohol zum Teil gelöst; dabei färbt sich die Gallerte vorübergehend rotviolett. Gelbe Zellen zahlreich, meist an der Centralkapselmembran, außerdem aber auch durch die Gallerte verstreut.

Centralkapsel schwer zu enukleieren. Nach Behandlung mit Kalilauge Fäldern der Centralkapselmembran stets deutlich.

Kern groß (0,4 mm Durchm.), mit dicker Membran und sehr feinen Chromatinfäden.

Ölkugeln enorm groß (bis 0,1 mm). Stets sämtlich farblos. Eiweißkugeln 0,017—0,024 mm, manche ohne Konkretionen.

Letztere bis 0,013 mm groß, doppelbrechend. Intrakapsulares Plasma äußerst feinkörnig.

c) *Thalassicolla spumida* HAECKEL.

Durchmesser 2, 5, 7 mm.

Extrakapsularium. Oft Myxobrachia-Formen. Vakuolen meist 3—4 Lagen, zuweilen nur eine Lage großer keilförmiger Vakuolen oder zweierlei Vakuolen: kleine, anscheinend stärker lichtbrechende innen, große außen. Pseudopodien dick und deutlich, meist radiär. Keine extrakapsulären Plasmaklumpen. Kein schwärzliches Pigment vorhanden, sondern nur eine dünne Lage von gelblichem Pigment an der Centralkapsel. Gelbe Zellen sehr zahlreich, meist in radiären Strängen; zuweilen auch alle an der Centralkapselmembran, in dem sog. Pseudopodienmutterboden.

Centralkapselmembran deutlich gefeldert (nach Behandlung mit Kalilauge). Durchmesser 0,5—0,8 mm.

Kern 0,125 mm.

Ölkugeln bis 0,05 mm, stets alle farblos. Liegen mehr innen, die Konkretionen dagegen weiter außen. Eiweißkugeln 0,007—0,027 mm. Die stark glänzenden Einschlüsse waren in einem Falle nicht doppelbrechend. Konkretionen sehr klein, höchstens 0,004 mm groß.

Während *Th. spumida* besonders durch Besitz von gelbem Pigment und durch außerordentlich kleine Konkretionen ausgezeichnet ist, unterscheidet sich von *Th. nucleata* die neue Art *Th. gelatinosa* vor allem durch schleimige Beschaffenheit der Gallerte, durch Löslichkeit des dunklen Pigments, durch die sehr großen, farblosen Ölkugeln, durch die dicke Kernmembran und die sehr feinen Chromatinfäden. Auch nach Abtrennung der *Th. gelatinosa* scheint *Th. nucleata* noch mehrere Arten mit schwärzlichem extrakapsulären Pigment zu umfassen, deren Trennung große Schwierigkeiten bereitet. Die Unterschiede derselben bestehen 1. in der Beschaffenheit und Anordnung der chromatinhaltigen „Binnenkörper“ im Binnenbläschen und deren Verhalten bei der Anisosporenbildung, 2. darin, daß die Größe der Individuen bei Beginn der Anisosporenbildung auffallend verschieden ist, 3. in der Größe und dem Lichtbrechungsvermögen der Konkretionen und 4. in kleinen Abweichungen in dem Extrakapsularium, unter anderem im Pigment.

Die von mir als *Th. spumida* HKL. gedentete Form weicht in einem Punkte von HAECKEL'S Beschreibung ab. Nach HAECKEL soll *Th. spumida* sich von einer Anzahl anderer *Thalassicolla*-Arten dadurch unterscheiden, daß die Centralkapselmembran sich

nicht aus vielen polyedrischen Platten zusammensetzt, sondern völlig strukturnlos ist. Ich glaubte das anfangs von meinen Exemplaren ebenfalls, fand jedoch nach Behandlung mit Kalilauge, daß die Centalkapsel bei leisem Druck in Felder zerfällt, die im wesentlichen ebenso beschaffen sind wie bei *Th. nucleata*.

Auch die oben als *Thalassicolla nucleata* bezeichnete Form stimmt nicht ganz mit HAECKEL's Beschreibung überein. In diesem Falle liegt das hauptsächlich daran, daß bisher unter dem Namen *Th. nucleata* eine Gruppe von mehreren ähnlichen Arten zusammengefaßt ist. Die Unterscheidung der äußerlich ähnlichen Arten ist bei dem gänzlichen Mangel eines Skelets und der völligen Undurchsichtigkeit der Centalkapsel allerdings nicht leicht. Ich glaube, daß bisher vielfach auch *Th. gelatinosa* als *Th. nucleata* gedeutet ist, und möchte einige Abweichungen von HAECKEL's Beschreibung auf diesen Umstand zurückführen. Bezüglich der Ölkugeln jedoch bin ich in zwei Punkten zu anderen Resultaten gelangt als HAECKEL und HERTWIG.

Bei Untersuchung von 30 vegetativen Individuen der oben geschilderten *Th. nucleata* fand ich, daß die größeren Ölkugeln hellbraun oder blaß orangefarben tingiert waren. Oft kam auch den kleinen Öltröpfchen diese Färbung zu, meist aber waren diese im Gegensatz zu den größeren farblos. Diese Färbung, die weder HAECKEL noch HERTWIG erwähnt, ist eine nicht unwichtige Erleichterung der Speciesbestimmung, denn bei den anderen lebend untersuchten *Thalassicolla*-Arten habe ich stets völlig farblose Ölkugeln gefunden. Die Färbung wird nicht — wie die rote bei *Thalassophysa* — durch auflagernde Pigmentkörnchen, sondern durch gleichmäßige Färbung des ganzen Öltropfens hervorgerufen. Es liegt hier also derselbe Fall vor, wie bei *Thalassophysa sanguinolenta*, *Physematium Mülleri* und einigen koloniebildenden Radiolarien, z. B. *Collozoum radiosum* und *Acrosphaera spinosa*.

Zweitens sind nach meinen Untersuchungen die Ölkugeln nicht, wie HAECKEL (1861 u. 1887) angibt, stets oder, wie HERTWIG (1876) aussagt, zum Teil von Eiweißkörpern eingeschlossen. Ich fand die Ölkugeln vegetativer Exemplare niemals in Eiweißkugeln; es gelang mir sogar in keinem Falle, durch Quetschen ein eiweißartiges Substrat in der Ölkugel nachzuweisen, wie es bei manchen koloniebildenden Radiolarien, besonders *Sphaerozoum*-Arten, leicht erkannt werden kann (1885 p. 36, 37 t. 1 f. 24, 26, 31). Dieser auffallende Widerspruch in meinen Befunden und denjenigen meiner Vorgänger

erklärte sich, als ich Gelegenheit hatte, in Schwärmerbildung begriffene Exemplare frisch zu untersuchen. Die Ölkugeln waren in diesen Fällen schon vollständig geschwunden, sie hatten sich in zahllose kleine Fettkörnchen verwandelt. Die Konkretionen hatten zum großen Teil eigentümliche Umwandlungen erfahren, die ich nachher zu schildern habe. Manche von ihnen sahen jetzt aus wie Öltropfen. Da sie nach wie vor von einer Eiweißkugel umschlossen waren, so lagen jetzt nicht freie, sondern von Eiweißkugeln eingeschlossene, fettartig glänzende Tropfen vor. HAECKEL's Angabe, daß die Eiweißkugeln entweder Konkretionen oder Ölkugeln einschließen, muß ich also dahin modifizieren, daß in vegetativen Zuständen nie Ölkugeln in Eiweißkörpern vorkommen. Die fettglänzenden Kugeln aber, die in fruktifikativen Stadien vorkommen, sind nichts weiter als umgebildete Konkretionen.

Die Konkretionen kommen, soweit ich beobachten konnte, stets in Eiweißkugeln vor. Die konzentrische Schichtung, welche diesen Gehilden eine so auffallende Ähnlichkeit mit Stärkekörnern verleiht, ist nicht in allen Fällen erkennbar. Alsdann erscheinen die Konkretionen dunkel, fast schwärzlich, wegen ihres sehr bedeutenden Lichtbrechungsvermögens, das bei den Konkretionen überhaupt stets viel stärker ist als bei den Ölkugeln. Ebenso wie HAECKEL und HERTWIG beobachtete auch ich häufig biskuitförmige Konkretionen, die man leicht als Teilungszustände hätte ansehen können. Ich konnte mich jedoch durch Vergleichung vieler Konkretionen davon überzeugen, daß durch Auflagerung neuer Schichten schließlich große kugelige Kuollen aus den biskuitförmigen kleinen Konkretionen werden. Taf. 14 Fig. 11 habe ich eine Anzahl von Konkretionen in Eiweißkörpern), wie sie in einer Centralkapsel von *Th. nucleata* sich fanden, wiedergegeben. Von kleinen, deutlich biskuitförmigen bis zu großen kugligen Konkretionen sind alle Übergänge vertreten.

Über die chemische Beschaffenheit habe ich den früheren Untersuchungen nichts hinzuzufügen. Dagegen verfolgte ich näher die schon oben angedeuteten Umbildungen der Konkretionen bei der Schwärmerbildung. HERTWIG fand in solchen Fällen „Konkremente, bei denen nur noch die centralen Teile erhalten waren, während Körnerhaufen die Stelle der äußeren Schichten einnahmen. Bei anderen fehlte eine Seite ganz oder wenigstens zum größten Teil.“ Ich habe ähnliche Fälle bei *Th. nucleata* gesehen (Taf. 14 Fig. 13), noch häufiger aber bemerkte ich, daß an den Konkretionen fettglänzende Tropfen hervorgequollen waren (Taf. 14 Fig. 9, *Th. gelatinosa*). Je größer diese waren, desto kleiner waren die Konkretionen (Taf. 14

Fig. 12 u. 14). Nicht selten war von den Konkretionen selbst nichts mehr zu sehen, und die Eiweißkugel enthielt entweder nur einen Fetttropfen oder daneben noch eine körnige, höckerige Masse. Endlich fanden sich auch Eiweißkugeln, die vollständig unversehrte Konkretionen einschlossen (z. B. die eine der vier abgebildeten Eiweißkugeln von *Th. gelatinosa*, Taf. 14 Fig. 14), und solche ganz ohne erkennbaren Inhalt.

Daß die Konkretionen für die *Thalassicolliden*, die nadelfreien wie auch die nadelführenden Arten, in hohem Grade charakteristisch sind, und daß diese Gebilde bei den Angehörigen der beiden anderen Familien, also den *Thalassophysiden* wie auch den *Physematiden*, vermißt werden, habe ich früher bereits mitgeteilt (1902).

Außer *Th. nucleata* und *Th. spumida* hat HAECKEL (1887) noch fünf von ihm unterschiedene Arten zur Gattung *Thalassicolla* gestellt (drei pazifische, eine mediterrane und eine kosmopolitische). Ich werde später noch einige neue atlantische Arten nach dem Material der Plankton-Expedition zu beschreiben haben. Zu den *Thalassicolliden* muß außerdem, wie ich 1902 gezeigt habe, eine Anzahl von solchen Arten gestellt werden, die zwar im Extrakapsularium zerstreute Kieselnadeln besitzen, im Bau des Weichkörpers aber mit *Thalassicolla* übereinstimmen. Solche Arten sind zum Teil schon von HAECKEL (1887) kurz beschrieben, dann aber in besondere Gattungen und Familien gestellt worden. Ein Teil der von ihm zu den Gattungen *Thalassosphaera*, *Thalassoxanthinn*, *Thalassoplauca* und *Lampoxanthinn* gestellten Arten schließt sich nach meinen Untersuchungen im Bau des Kernes, in der Beschaffenheit des intrakapsularen Plasmas, im Vorkommen von Pigment, in der Ausbildung der Gallerte und Vakuolen und vor allem auch im Besitz von Konkretionen unmittelbar den skeletlosen *Thalassicollen* an und weicht in allen diesen Punkten von den Angehörigen der beiden anderen von mir unterschiedenen Familien ab. Der einzige Unterschied von *Thalassicolla* besteht in dem Vorhandensein von extrakapsularen Nadeln.

## 2. Iso- und Anisosporen von *Thalassicolla*.

Die einzigen näheren Angaben über die Fortpflanzung von Colliden rühren von R. HERTWIG (1876) und mir (1890 und 1902) her. In seinem Werke über die Histologie der Radiolarien teilt HERTWIG sehr ausführlich seine Untersuchungen mit über den Bau von 30 konservierten und geschnittenen, zum Teil in Schwärmerbildung begriffenen Individuen von *Th. nucleata*, sowie seine Be-

obachtungen an einem im Ausschwärmen begriffenen lebenden Exemplar derselben Species. Die einkernigen Schwärmer waren von bohnenförmiger Gestalt, einzilig, nicht mit einem Kristall versehen und von gleicher Größe.

Ich habe im Winter 1886/87 weitere Untersuchungen angestellt und elf im Ausschwärmen begriffene Exemplare von *Th. nucleata* näher beobachtet. Es war mir von besonderem Interesse, hier denselben Generationswechsel aufzufinden, den ich für die Sphaerozoen nachgewiesen habe. Von den untersuchten Exemplaren enthielten neun nur Isosporen, die zwei anderen nur Anisosporen (Makro- und Mikrosporen). HAECKEL'S übrigens gänzlich in der Luft schwebende Vermutung (1887), daß die sexuelle Differenzierung der koloniebildenden Radiolarien als eine Folge des sozialen Zusammenlebens in gelatinösen Kolonien anzusehen sei, und daß die monozoen Radiolarien sich zu den polyzoen ähnlich verhalten wie die geschlechtslosen solitären Flagellaten (Astasien) zu den geschlechtlichen sozialen Flagellaten (Volvocinen), ist also keineswegs zutreffend. Ich hatte übrigens früher (1885) bereits Beobachtungen an *Acanthometriden* angeführt, welche es sehr wahrscheinlich machen, daß auch in dieser Gruppe eine zweifache Art der Schwärmerbildung vertreten sei.

Sowohl die Bildung von Isosporen, als auch die von Anisosporen ließ sich an lebenden Exemplaren von *Thalassicolla* zunächst daran erkennen, daß die Centralkapsel von selbst aus ihrem Gallertmantel herausfiel und zum Boden des Gefäßes hinabsank. In manchen Fällen war die Kapsel dann noch von schwärzlichem Pigment und großen Protoplasmaklumpen bedeckt, in anderen war sie nackt. Will man mit der Pipette eine kompakte schwarze Centralkapsel vom Boden des Gefäßes emporheben, so wird schon bei schwachem Ansagen die Kugel in eine lockere weißliche Wolke von reifen Schwärmern verwandelt. In anderen Fällen war an der am Boden festklebenden schwärzlichen Kugel ein weißer Fleck vorhanden, der sich bei näherer Untersuchung als eine breiartige, aus der Centralkapsel hervorgequollene Masse von dicht zusammengelagerten Schwärmern erwies.

Die Form der zu Hunderttausenden hervorquellenden Isosporen war je nach den Reifezuständen ziemlich verschieden (Taf. 13 Fig. 10). Manche waren so keilförmig gestaltet, wie HERTWIG (1876, t. 13 f. 14, 15) sie abbildet, andere waren mehr spindelförmig. Der Kern ist schon an den lebenden Isosporen als eine Kugel oder ein Ellipsoid von dichter Konsistenz zu erkennen. In ihm bemerkt man auch gröbere Kernfäden, die bei Behandlung mit Reagentien noch deutlicher hervortreten. Von den Isosporen der Spharozoen unterscheiden



sich die der Colliden in bemerkenswerter Weise dadurch, daß der Kern stets nur sehr schwach doppelbrechend ist, während ich ihn bei den Isosporen aller untersuchten koloniebildenden Radiolarien stark doppelbrechend fand. Im übrigen konnte ich weder in der Größe (0,007—0,01 mm), noch im Bau erhebliche Unterschiede gegenüber den entsprechenden Entwicklungszuständen der koloniebildenden Radiolarien auffinden. Außer dem Kern enthält das Isosporenplasma noch eine Anzahl von stark lichtbrechenden Körnern, zwischen denen ein kleines Kristalloid fast nie fehlt. Letzteres ist meist nur klein (0,002—0,003 mm), zuweilen jedoch ist es auch etwas größer. Als Bewegungsorgane finden sich stets zwei sehr lange, feine Geißeln, nicht eine kurze, wie HERTWIG irrümlich darstellt. Ebenso sind die von HAECKEL (1887, t. 1 f. 1 c) gegebenen Zeichnungen von Schwärmern seiner *Actissa princeps* unrichtig. Durch Behandlung mit Jodtinktur oder Übersmiumsäure lassen sich die beiden Geißeln sicher nachweisen (Taf. 13 Fig. 9). Sie entspringen nahe dem einen Ende der spindelförmigen Isosporen, und zwar dicht am Kern.

Bei zwei anderen Exemplaren, die sich selbst enkleiert hatten, beobachtete ich reife Anisosporen, die denen der koloniebildenden Radiolarien im wesentlichen entsprechen. Die Größenverschiedenheit zwischen den in demselben *Thalassicolla*-Individuum gebildeten Makro- und Mikrosporen ist so auffallend, daß sie nicht übersehen werden kann (Taf. 12 Fig. 10 u. 11). Deshalb glaube ich annehmen zu dürfen, daß die Schwärmer, die HERTWIG vor sich gehabt hat, eher Isosporen als Anisosporen gewesen sein werden. Die Makrosporen sind 0,016—0,017 mm, die Mikrosporen dagegen nur 0,008—0,01 mm lang. Die Mikrosporen sind außerdem schlanker und arm an Körnern. In ihnen konnte ich außer vereinzelt Körnchen auch 1—2 sehr kleine Kristalloide nachweisen, während in den Makrosporen die Körnermasse zu dicht war, als daß ich kleine Kristalloide hätte erkennen können. Die Form ist, wie die Figuren zeigen, bei beiden dieselbe — etwa bohnenförmig, mit abgerundeten Enden. Am Körper verläuft eine schräge Furche, die den Anisosporen von *Thalassicolla* und auch von manchen Sphaerozoen eine große Ähnlichkeit mit gewissen Dinoflagellaten, z. B. *Gymnodinium*, verleiht. Diese Ähnlichkeit wird in auffallendem Grade noch dadurch erhöht, daß die eine der stets vorhandenen zwei langen und feinen Geißeln sich schlängelnd in der Furche schwingt, während die andere frei nach hinten gerichtet ist. Deutlicher als bei den Anisosporen von *Thalassicolla* sah ich das in Neapel 1886 bei denjenigen von

einer dem *Sphaerozoum punctatum* sehr nahestehenden Art. Ich gebe Taf. 12 Fig. 8 u. 9 die Skizzen von Makro- und Mikrosporen dieser koloniebildenden Radiolarie wieder. Dieselben zeigen zugleich, daß die freie Geißel ebenfalls in der Furche entspringt. Bei den *Thalassicolla*-Anisosporen gelang es mir nicht, die Insertionsstelle so genau zu erkennen, so daß ich die beiden Geißeln, die ich auch hier bei Osmiumbehandlung sicher nachweisen konnte, in den Zeichnungen lieber ganz fortgelassen habe. Die Verhältnisse werden hier aber dieselben sein wie bei *Sphaerozoum*, denn die Bewegungsart entspricht ganz denen der letzteren und auch der *Gymnodinien*. Die Anisosporen schwimmen, sich beständig um ihre Längsachse drehend und zugleich zitternd und wackelnd, mehr oder weniger rasch vorwärts, die freie Geißel nach hinten gerichtet.

Die bläschenförmigen Kerne der Makro- und Mikrosporen von *Thalassicolla* sind in ebenso hohem Grade verschieden, wie ich es früher (1885) für die Anisosporen der koloniebildenden Radiolarien gezeigt habe. Die Makrosporenkerne besitzen in blaß färbbarer Grundsubstanz nur feine Chromatinelemente, die Kerne der Mikrosporen dagegen grobe Körner und Fäden aus chromatischer Substanz.

In beiden Fällen konnte ich mich, ähnlich wie früher bei den koloniebildenden Radiolarien, davon überzeugen, daß die Makrosporen aus anderen Haufen der Centalkapselmasse hervorgehen als die Mikrosporen. Auch die reifen Anisosporen waren in der ersten Zeit immer voneinander getrennt und mischten sich erst allmählich bei längerem Umherschwimmen untereinander.

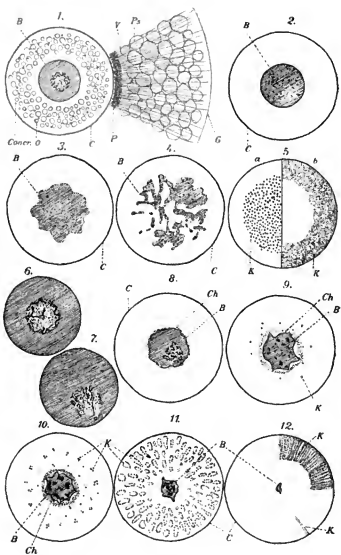
Leider sind auch im Winter 1886/87 meine Bemühungen, bei den Anisosporen der *Colliden* oder der *Sphaerozoen* eine Verschmelzung zu beobachten, erfolglos geblieben. Unter dem Deckglas starben die Schwärmer zu rasch ab, und wenn ich sie in größeren Wassermengen zu züchten versuchte, konnte ich sie bei ihrer sehr geringen Größe nachher nicht wieder auffinden. Zum großen Teil wird der Mißerfolg auch darauf zurückzuführen sein, daß ich nicht Gelegenheit gehabt habe, die Makrosporen eines Individuums mit den Mikrosporen eines anderen, gleichzeitig in Anisosporen zerfallenen Individuums (oder einer anderen Kolonie bei den *Sphaerozoen*) zusammenzubringen.

Bei beiden Arten der Schwärmerbildung wird weder bei den *Sphaerozoen* noch bei den *Colliden* — wie ich im Gegensatz zu HERTWIG (1876 p. 31 n. a., 1879 p. 130) hervorheben muß — das ganze Protoplasma des Muttertieres zum Aufbau der Schwärmer verwendet, sondern stets bleibt ein beträchtlicher Rest übrig, der

allmählich abstirbt. Von den intrakapsularen Teilen bleiben manche Eiweißkugeln mit völlig unversehrten Konkretionen zurück, zuweilen auch Protoplasmaklumpen, und bei der Bildung von Anisosporen sogar ein nicht unbeträchtlicher Rest des sog. Binneubläschens, des primären Kernes. Außerdem wird das gesamte Extrakapsularium bei der Bildung der Schwärmer nicht in Anspruch genommen. Der Gallertmantel mit den Vakuolen und den Pseudopodien wird 15–20 Stunden vor dem Ausschwärmen von der niedersinkenden Centralkapselmasse getrennt und bleibt in der Schwebelage. Die Pseudopodien ziehen sich nach und nach zu Klumpen von Protoplasma zusammen, die in einigen Fällen noch 24 Stunden nach der Trennung von der Centralkapsel am Leben waren. Auch die andere Annahme HERTWIG's (1879 p. 128), daß die in Schwärmerbildung begriffenen Centralkapselmassen bis zum Meeresgrunde hinabsinken, und daß das Ausschwärmen normalerweise erst am Boden (also in einer durchschnittlichen Tiefe von mehr als 3000 m) stattfindet, war ein Irrtum. Wie ich schon gelegentlich angegeben habe (1895 p. 72), läßt sich aus der Sinkgeschwindigkeit von enukleierten, in Schwärmerbildung begriffenen Centralkapseln von *Th. nucleata* und aus der Zeit, die bei kultivierten Exemplaren zwischen Trennung der Centralkapsel vom Schwebelapparat bis zum freiwilligen Ausschwärmen vergeht, ungefähr berechnen, daß das Ausschwärmen der Zoosporen von *Th. nucleata* in der verhältnismäßig sehr bedeutenden Tiefe von 800–1000 m stattfindet, während die koloniebildenden Radiolarien in viel geringerer Tiefe ausschwärmen (je nach den Arten in 30 oder 100–200 m Tiefe) oder sogar infolge besonderer Einrichtungen (Ansbildung von Gasvakuolen) an der Meeresoberfläche auch während des Ausschwärmens bleiben. In Einklang damit steht das Resultat von Abkühlungsversuchen (1885 p. 117–119, 1895 p. 69). *Th. nucleata* muß also eine sehr weite horizontale und vertikale Verbreitung haben.

Über die in den nächsten zwei Abschnitten zu schildernden Arten der Kernvermehrung, von denen die eine bei Isosporenbildung, die andere bei der Anisosporenbildung eintritt, habe ich schon kurz berichtet (1890). Die in meiner vorläufigen Mitteilung gegebene Figurenerklärung zu den auf der folgenden Seite wieder abgedruckten schematischen Figuren teile ich nachstehend mit:

„Fig. 1 zeigt den Bau eines vegetativen Individuums. *Concr.* bedeutet Konkretionen, *G* Oberfläche der Gallerte, *O* Ölkugeln, *P* Pigmentschicht, *Ps* Pseudopodien, *V* Vakuolen. In dieser und den übrigen Figuren wird bezeichnet durch *B* das Binnenbläschen (primärer



Kern), *C* die Centralkapselmembran, *Ch* ausgetretene chromatische Substanz, *K* kleine sekundäre Kerne, die zu Schwärmerkernen werden.

Fig. 2—5 betreffen die Isosporenbildung, 6—12 die Anisosporenbildung. In diesen Figuren (ausgenommen 6 und 7) ist die Centralkapselmembran (*C*) stets angedeutet. Eingetragen sind in diesen Umriß nur das Binnenbläschen und die aus ihm hervorgehenden sekundären Kerne. Fig. 6 u. 7 stellen stärker vergrößerte Binnenbläschen bei Beginn der Anisosporenbildung dar. In Fig. 12 ist nur ein Quadrant ausgeführt worden.“

### 3. Die Vielkernbildung bei der Entstehung der Isosporen von *Thalassicolla*.

Frühe Stadien der Isosporenbildung von *Th. nucleata* sind dadurch charakterisiert, daß der ganze Inhalt des Kernes (Binnenbläschens) durch ziemlich gleichmäßige Verteilung des Chromatins annähernd homogen wird. Reste der Chromatinfäden sind jedoch nicht selten noch undeutlich erkennbar. Gleichzeitig schwindet — anscheinend durch Anflösung — die Kernmembran. Von der vorher sehr deutlichen Membran ist gar nichts mehr erkennbar, so daß eine bloße Aufquellung nicht wahrscheinlich ist (Taf. 12 Fig. 14 u. 15, Taf. 13 Fig. 1). Die bis dahin kuglige Kernmasse zeigt nun einen lappigen Umriß, der wohl als der Ausdruck amöboider Bewegungen der Kernmasse aufzufassen ist. Die lappigen, nach allen Seiten hin gerichteten, abgerundeten Fortsätze werden immer länger und zerklüften sich (Taf. 13 Fig. 2 u. 3). Die Kernmasse fließt, mit anderen Worten, nach allen Richtungen hin auseinander und zerfällt in sehr zahlreiche Stücke. Auch in diesem Stadium, von dem mir zahlreiche Exemplare vorliegen, sind noch undeutliche Reste von Chromatinstückchen vorhanden. Der Kern ist, wie die Figuren zeigen, während dieser Vorgänge von einem dicken Mantel intrakapsularen Plasmas umgeben. Es findet bei *Th. nucleata* also nicht ein Vordringen von Vakuolen aus dem Plasma nach dem Kern hin statt, wie es SCHAUDINN<sup>1)</sup> für *Calcituba* geschildert hat.

Der Übergang zum nächsten, bildlich dargestellten Zustande (Taf. 13 Fig. 4 u. 5) scheint sich sehr rasch zu vollziehen. Der Kern ist in sehr zahlreiche Stückchen zerfallen, die untereinander gleich groß sind und noch den centralen Raum der Centralkapsel-

<sup>1)</sup> FR. SCHAUDINN: Neue Art der Kernvermehrung bei Foraminiferen. Biol. Centralbl. XIV 1895.

masse einnehmen. Die dunkler gezeichneten Flecke im äußeren Teile der Centralkapsel sind die Konkretionen. Die zahlreichen Kernchen sind noch von ziemlich ansehnlicher Größe. Erst in diesem Stadium dringen Vakuolen nach dem centralen Teile hin vor.

Die kleinen Kerne vermehren sich nun stark, werden dabei kleiner — wie ein Vergleich der bei gleicher Vergrößerung ausgeführten Detailbilder aufeinander folgenden Stadien, Taf. 13 Fig. 5, 6 u. 8, klar zeigt — und werden von dem Plasma zugleich nach dem peripheren Teile der Centralkapselmasse, schließlich bis zur Centralkapselmembran hin, geführt. Sie umlagern die Eiweißkugeln und Öltropfen in außerordentlich großer Zahl. Der Innenraum wird dabei unter Aufblähung der ganzen Masse, wohl infolge der Ansammlung von Vakuolenflüssigkeit im centralen Teile, hohl und enthält vor allem niemals mehr einen Rest von dem ursprünglichen Kern, dem Binnenbläschen (Taf. 13 Fig. 7). Im Gegensatz zur Anisosporenbildung findet sich ferner in keinem Stadium der Isosporenbildung eine Andeutung von schlauchförmiger Gruppierung der kleinen Kernchen. Jeder der ungemein zahlreichen Kerne, die alle untereinander gleich sind, wird zum Kern einer Isospore. Während der letzten Stadien sind auch die Ölkugeln und Konkretionen größtenteils in Körner zerfallen. Ein Häufchen solcher Körner sowie ein kleines Kristalloid wird außer dem kleinen Kern einer jeden Isospore mitgegeben. Über die Veränderungen der Ölkugeln und Konkretionen geben die Untersuchungen an lebenden, in Isosporenbildung begriffenen Exemplaren Aufschluß. Diese Umwandlungen sowie die ausgebildeten Isosporen sind oben bereits geschildert.

Im wesentlichen ebenso wie bei *Th. nucleata* ist auch — nach den geschnittenen Exemplaren zu urteilen — bei *Th. gelatinosa* der Verlauf der Isosporenbildung. Ein sehr frühes Stadium der Isosporenbildung dieser Species, in welchem die Kernmembran noch vorhanden, die Masse des Binnenbläschens aber fast homogen geworden ist, bilde ich Taf. 14 Fig. 1 zur Ergänzung ab. Die sehr großen Hohlräume im intrakapsularen Plasma waren vor der Behandlung mit Alkohol von den bei *Th. gelatinosa* enorm großen Ölkugeln erfüllt.

Der einzige Unterschied, den ich gegenüber *Th. nucleata* gefunden habe, besteht darin, daß der äußere Teil des auseinanderfließenden Kernes schon in kleine Stücke zerfallen ist, die sich in dem vakuolaren Plasma verteilen, während der centrale Teil erst beginnt sich in große Stücke zu zerklüften. Außerdem findet das

Vorschieben der Vakuolen (vielleicht auch der Ölkugeln, die nach Auflösung des Fettes wie Vakuolen erscheinen,) nach dem centralen Teile hin schon während dieses Stadiums, nicht erst nach vollständiger Zerklüftung des Mutterkernes statt. In dieser Hinsicht erinnert das Verhalten des Kernes von *Th. gelatinosa* mehr als das von *Th. nucleata* an die Fälle von multipler Kernteilung, die SCHAUDINN bei Foraminiferen beschrieben hat.

#### 4. Die Kernvermehrungsweise bei der Bildung von Anisosporen von *Thalassicolla*.

Bei den vegetativen Individuen von *Th. nucleata* schwebt, wie die Fig. 1 der Taf. 11 zeigt, im „Kernsaft“ des Binnenbläschens eine ungefähr kuglige Masse, die aus Chromatinfäden und einer körnigen Grundsubstanz besteht. Im Bereiche dieser Kugel ist, wie R. HERTWIG (1876 p. 51) bereits ganz zutreffend geschildert hat, die körnige Grundsubstanz dichter und färbt sich bei Anwendung von Tinktionsmitteln stärker als der umgebende sog. Kernsaft.

1. Die ersten Anzeichen der Anisosporenbildung bestehen darin, daß in der Mitte der im Binnenbläschen schwebenden Kugel ein helles, wohl als Centrosom zu deutendes Bläschen auftritt, von dem ich weder in vegetativen Individuen noch bei Exemplaren, die in Isosporenbildung begriffen sind, etwas bemerkt habe. Dieses Bläschen, das mit Karmin nicht färbbar ist, ist nach allen Seiten hin von Strahlen, die aus Körnern und Körnchen bestehen und bis an die schleifenförmig gebogenen Chromatinfäden herareichen, umgeben (Taf. 11 Fig. 2 u. 3). Die Chromatinfäden liegen größtenteils an der Oberfläche der kugligen Innenmasse. Einige derselben sind aber auch radiär zum Centrosom gerichtet und fast bis an das Bläschen herangezogen. Das Bläschen, ursprünglich central gelegen, wird zunächst etwas excentrisch (Taf. 11 Fig. 4 u. 5). Schon in diesem Stadium werden zuweilen, wie die Abbildung zeigt, die mehr peripher gelegenen Chromosomen klumpig und enthalten kleine vakuolenartige Gebilde.

Das helle Bläschen rückt dann, die Körnchenstrahlen und die schlingenförmigen Chromatinfäden hinter sich herziehend, mit der ganzen im Kern schwebenden Kugel nach der Kernmembran (Taf. 11 Fig. 6). Das Bläschen tritt alsdann durch die Kernmembran hindurch und liegt nun an der Außenseite des großen Kernes (Taf. 11 Fig. 7 u. 8). Die Kernmembran ist an der Durchtrittsstelle stets etwas eingebuchtet. In den Körnchenstrahlen finden

sich oft auch einige Chromatinkörner, die mit dem Centrosom nach außen gelangen. Später habe ich das Centrosom nicht mehr finden können.

Dieselben Vorgänge wie bei *Th. nucleata* finden auch bei Beginn der Anisosporenbildung von *Th. gelatinosa* statt (Taf. 14 Fig. 3—5), doch sind die Chromatinfäden, wie überhaupt bei dieser Species, viel dünner als die von *Th. nucleata*. In Fig. 3 ist das excentrisch liegende Centrosom im Begriff, nach der Kernmembran zu rücken; es zieht die Körnchenstrahlen hinter sich her. Die Fig. 5 zeigt das Centrosom dicht an der sich ihm entgegenwölbenden Kernmembran. Die Chromatinschleifen sind zum Teil bis nahe an das Bläschen herangezogen. In noch höherem Grade ist das der Fall in dem dicken Schnitt, der in Fig. 4 dargestellt ist.

2. Bei *Th. nucleata* findet ungefähr gleichzeitig mit dem Austreten des Bläschens, vielleicht auch schon etwas früher, ein Anstreten von Kernsaft an der ganzen Oberfläche der Kernmembran statt. Die mit Karmin färbbare Substanz tritt in Gestalt von kurzen dünnen Fäden durch die Poren der Membran. Anfangs hängen sie noch mit der Membran zusammen, werden dann aber dadurch, daß immer mehr Kernsaft aus dem Kern herausgepreßt wird, abgedrängt (Taf. 11 Fig. 7—10).

Infolge des massenhaften Austretens der Kernsafttröpfchen an der Oberfläche des ganzen Kernes verringert sich die Größe des Kernes mehr und mehr, und die Membran schrumpft stark zusammen. Ein oft sehr breiter Hof von ausgetretenem, chromatinhaltigem sog. Kernsaft umgibt den Kern.

3. In den bisher geschilderten Fällen waren nur das Binnenbläschen und angetretene Bestandteile desselben vorhanden, nämlich sehr zahlreiche Kernsaftkörnchen und außerdem Chromatinkörner, die zusammen mit dem Centrosom hinausgelaugt waren. Wie nun aus diesen ursprünglichen Bestandteilen des Binnenbläschens die ersten kleinen Kerne werden, die in etwas späteren Stadien in kleinen Gruppen zu 2—4 durch das intrakapsuläre Plasma verstreut angetroffen werden, habe ich bei echten *Th. nucleata* nicht näher ermitteln können. Für die wahrscheinlichste Annahme halte ich bei dieser Species die, daß aus der im ganzen intrakapsulären Plasma sich verteilenden Kernsaftkörnern und vereinzelt Chromatinkörnern sich einzelne kleine Kerne durch Vereinigung von einer Anzahl von Körnchen bilden. Ihr gleichzeitiges Auftreten in allen Teilen des Intrakapsulariums spricht dafür. Die meisten Chromatinfäden bleiben zunächst noch im Binnenbläschen, ziehen sich aber bei echten



Th. nucleata zu einigen größeren Klumpen zusammen, die später den Kern verlassen. Ebenso verhalten sich die Wolken von Chromatinkörnern, die unregelmäßig verteilt im Binnenbläschen vorkommen.

Für zwei Formen, die Th. nucleata nahe stehen und vorläufig schwer von dieser Species zu trennen sind, sowie für Th. gelatinosa kann ich nach den mir vorliegenden Schnitten einige Angaben über das Austreten der größeren Chromatinmassen aus dem Binnenbläschen machen. Bei Exemplaren, die von der echten Th. nucleata in einigen Punkten abweichen,<sup>1)</sup> waren in frühen Stadien der Anisosporenbildung klumpige Chromatinmassen im äußeren Teile des Binnenbläschens vorhanden, zum Teil der Wand desselben dicht anliegend. Einer dieser Klumpen (oben in der Fig. 12 der Taf. 11) liegt sogar außerhalb der Binnenbläschenmembran zwischen zwei Falten.

Ein ebenfalls mit viel schwarzem Pigment an der Centralkapsel versehenes Individuum, über dessen Zugehörigkeit zu Th. nucleata ich in Zweifel bin, das ich aber auch nicht der eben in der Anmerkung kurz charakterisierten Form anschließen kann, zeigt außer ausgetretenen Kernsafttröpfchen, die mit der Binnenbläschenmembran fest zusammenhängen, vakuolare Bildungen in dem großen Kerne

<sup>1)</sup> Die betreffenden Exemplare haben große Ähnlichkeit mit jungen Individuen von Th. nucleata und unterscheiden sich im frischen Zustande und in ihrem Verhalten bei der Konservierung nicht von der echten Th. nucleata. Die Centralkapsel ist z. B. wie bei Th. nucleata von einem dicken Mantel von schwarzem Pigment umgeben. Die Schnitte aber lassen zunächst erkennen, daß zweierlei Konkretionen im intrakapsularen Plasma vorkommen, sehr große und zugleich sehr stark lichtbrechende im äußeren Teile und außerdem erheblich kleinere in der Umgebung des Binnenbläschens (Taf. 11 Fig. 11). Diese kleinen Konkretionen, die zum Teil dicht am Hauptkern und bei Exemplaren, die in Anisosporenbildung begriffen sind, auch in dem Hofe von Kernsaftkörnchen sich finden, haben ungefähr die Dimensionen der kleinen Kerne und können leicht mit diesen verwechselt werden. Ich habe auch früher diese Konkretionen für die ersten kleinen Kerne angesehen, habe mich aber später davon überzeugt, daß sie mit Kernfärbungsmitteln nicht tingiert sind, und daß sie auch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzen als die Kerne. Weitere Unterschiede gegenüber Th. nucleata bestehen darin, daß das Chromatin im Binnenbläschen anders angeordnet ist als bei Th. nucleata, und vor allem, daß die in Anisosporenbildung begriffenen Exemplare viel kleiner sind als die von der echten Th. nucleata. Ein Vergleich der bei der gleichen Vergrößerung gezeichneten Binnenbläschen von Th. nucleata (Taf. 11 Fig. 4) und der anderen Form (Taf. 11 Fig. 11 u. 12) zeigt das deutlich. Die Fig. 11 zeigt ein im Anfang der Anisosporenbildung stehendes Exemplar, Fig. 12 ein späteres Stadium mit Gruppen von kleinen Kernen zwischen dem Binnenbläschen und der Centralkapselmembran.

(Taf. 14 Fig. 6). Dieselben enthalten einige Chromatinstücke und sind dicht an die Binnenbläschenmembran gepreßt, wölben sich sogar zum Teil etwas über dieselbe hervor. Außerhalb des Hauptkernes waren in diesem Falle noch gar keine kleinen Kerne vorhanden. Die naheliegende Annahme, daß diese vakuolaren Gebilde mit Kernstücken aus dem Kern hervorknospen, wird durch Schnitte von *Th. gelatinosa* gestützt (Taf. 14 Fig. 7 u. 8).

Von einem frühen Stadium der Anisosporenbildung von *Th. gelatinosa* ist etwa die Hälfte der Kernoberfläche Taf. 14 Fig. 7 abgebildet. Die mit Vorwölbungen versehene Kernmembran ist an manchen Stellen durchbrochen. An drei solchen Stellen quellen Vakuolen mit kleinen Kernen hervor. Auch weiter innen im Binnenbläschen liegen einige solche kernführende Vakuolen. Die ganze vakuolare Plasmamasse zwischen Mutterkern und Centralkapselmembran wies bei diesem Exemplare kleine Gruppen von 2–4 differenzierten Kernchen auf. Konkretionen sind nicht mehr sicher zu erkennen, scheinen also bei dieser Species früher zu schwinden als bei *Th. nucleata*. Ein späteres Stadium zeigt ähnliches (Taf. 14 Fig. 8). Die Membran des Binnenbläschens ist nur an der einen Seite deutlich. In der Kernmasse liegen außer unregelmäßigen Chromatinmassen vakuolenähnliche Gebilde mit mehreren differenzierten kleinen Kernen. Einige dieser abgesonderten Gruppen treten am Rande der Kernmasse in das umgebende vakuolare Plasma über. In der Nähe der Centralkapselmembran ordnen sich größere, vielkernige Gruppen zu radiären Schläuchen an. Von Konkretionen ist gar nichts mehr wahrzunehmen. Ähnlich unregelmäßige und ebenso gefärbte Chromatiummassen, wie sie im Hauptkern vorhanden sind, finden sich auch in dem schaumigen intrakapsularen Plasma in der Nähe der sich ausbildenden kernführenden Plasmaschläuche.

4. Anfangs liegen die kleinen, homogen erscheinenden Kernchen meist zu 2–4, seltener einzeln, in einem vakuolenartigen Plasmotropfen, der von dem übrigen intrakapsularen Plasma verschieden ist (Taf. 11 Fig. 12). Diese kleinen Gruppen sind durch das intrakapsulare Plasma zwischen den zusammengeschrunpften Binnenbläschen und der radiärstreifigen Randzone an der Centralkapselmembran verteilt. Die Konkretionen liegen dazwischen.

Im weiteren Verlaufe der Anisosporenbildung nimmt unter immer weitergehendem Schwunde des Binnenbläschens nicht bloß die Anzahl der Gruppen von kleinen Kernen zu, sondern auch die Menge der Kernchen innerhalb der einzelnen Gruppen. Für *Th. gelatinosa* ist ein mittleres Stadium der Anisosporenbildung mit den noch mäßig

zahlreichen Kerngruppen in der schon erwähnten Fig. 8 der Taf. 14 dargestellt. Für *Th. nucleata* oder eine dieser Art sehr nahestehende Species sind entsprechende Stadien auf Taf. 12 Fig. 1 u. 2, spätere Stadien auf Taf. 12 Fig. 3–6 wiedergegeben. In allen diesen Fällen erfolgt die Vermehrung der kleinen, deutlich differenzierten Kerne durch mitotische Teilung. Dabei nimmt die Größe der kleinen Kerne ab, wie ein Vergleich der bei gleicher Vergrößerung hergestellten Fig. 1, 2 u. 5 (Taf. 12) zeigt. Die einzelnen Gruppen, die anfangs nur 2–4, dann aber 16–32 oder mehr Kernchen enthalten, wachsen zu langen, radiären, vielkernigen Schläuchen aus, die nahe beieinander liegen und sich bis an die Centrakapselmembran herandrängen. Die Chromatinklumpen des Binnenbläschens, die bei *Th. nucleata* anfangs noch im Hauptkern zurückgehalten werden, werden auch nach und nach an das intrakapsuläre Plasma abgegeben und werden zu einzelnen Kerngruppen. Ähnlich wie bei der Isosporenbildung findet auch bei der Anisosporenbildung in späteren Stadien eine Umlagerung der intrakapsularen Teile in der Weise statt, daß das Bildungsmaterial für die Schwärmer nach der Peripherie gedrängt, der Innenraum aber frei wird. Der centrale Raum enthält schließlich wohl größtenteils Zellsaft, der vielleicht für das Sprengen der Centrakapselmembran und damit auch für die Entleerung der Zoosporen von Wichtigkeit ist. Die Übersichtsfigur eines sehr späten Stadiums Taf. 12 Fig. 4 zeigt die radiäre, centrifugale Anordnung der kernführenden Plasmaschläuche und den centralen Hohlraum. Der bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete kleine Teil eines Schnittes desselben Individuums läßt mehrere der radiären Schläuche deutlicher erkennen und gibt außerdem den central davon gelegenen, chromatinarmen Rest des Binnenbläschens wieder. Einige kleinere kernführende Schläuche hängen noch knospenförmig an diesem Rest des Hauptkernes. Auch von den Konkretionen sind noch Reste vorhanden. Der Querschnitt der peripher gelegenen Schläuche (Taf. 12 Fig. 6) läßt 4–6 Kernchen im Umkreise derselben erkennen. In allen näher untersuchten Fällen konnte der sehr stark zusammengegeschrumpfte Rest des ursprünglichen Kernes (des Binnenbläschens) bis zur Ausbildung der Anisosporen nachgewiesen werden, auch dann, wenn sich bereits reife Schwärmer in der Centrakapsel herumtummelten. Die Größe des Kernrestes ist in manchen Fällen (Taf. 12 Fig. 7) verhältnismäßig beträchtlich.

Wie ich oben schon angeführt habe, gehen die Makrosporen aus anderen kernführenden Plasmaschläuchen hervor als die Mikrosporen. Die nähere Untersuchung von Schnitten später Stadien der

Anisosporenbildung ergibt auch, daß ein Teil der Plasmaschläuche mit großen, blasseren Makrosporenkernen, ein anderer mit kleineren, dichter gelagerten und stärker färbbaren Mikrosporenkernen versehen ist. In den mittleren Stadien der Anisosporenbildung habe ich — wenigstens bei *Th. nucleata* — diese Verschiedenheit noch nicht wahrnehmen können. Über die Herkunft des Materials für die Makrosporenkerne einerseits und die Mikrosporenkerne andererseits habe ich früher (1890) folgende Annahme ausgesprochen:

„Interessanterweise wird hier zunächst der eine Bestandteil des Kernes — der Kernsaft — entleert und zur Bildung der Kerngruppen verwandt, während die Kernkörper meist erst den Mutterkern verlassen, wenn der Kernsaft schon zum großen Teil oder sogar völlig herausgetreten ist. Betrachtet man gefärbte Schnitte von solchen *Thalassicollen*, bei denen nur noch die Kernkörper in der stark kollabierten Membran des Binnenbläschens zurückgeblieben sind, so bemerkt man sofort, daß die Färbung der Nukleolen anders ist als die der kleinen, ausgetretenen Kernsaft entstandenen Kernchen. Letztere haben z. B. nach Anwendung von GRENACHER'S alkoholischem Karmin eine fast violette Farbe angenommen, während die Einschlüsse des Binnenbläschens in diesem Stadium ein feuriges Hellrot aufweisen. Diese auffallenden Tatsachen führen mich zu der Annahme, daß das von den Nukleolen gelieferte Material zur Bildung der Kerne der einen Schwärmerart — wahrscheinlich der Makrosporen — verwendet wird, während sich die Kerne der viel zahlreicheren Mikrosporen aus dem in reichlicherer Menge vorhandenen Kernsaft bilden. Eine so bedeutende Verschiedenheit, wie sie die Kerne der großen und kleinen Anisosporen aufweisen, ist meines Erachtens nur verständlich, wenn die beiden Kernarten nicht aus denselben Elementen eines einzigen Kernes hervorgegangen sind.“<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Etwas Ähnliches liegt bei der Bildung „extrakapsularer Körper“ von *Collozoum* vor. Wie ich schon angegeben habe, sind die extrakapsularen Körper selbst den Makrosporen, die reduzierten Nester (Centrakapselmassen) aber ihren Kernen nach den Anlagen von Mikrosporen gleichwertig (1885 p. 192, 195, 196 t. 6 f. 7 u. 8). Ferner habe ich beobachtet, daß die extrakapsularen Körper einer *Collozoum*-Kolonie sich auch wirklich in bohnenförmige, kristalline Schwärmer von gleicher Größe (Makrosporen) umwandeln, die dann anschwärmen (1885 p. 190, 191 n. 196). Im Winter 1886/87 habe ich diese Tatsache durch neue Beobachtungen nicht bloß mehrfach bestätigen, sondern auch dahin ergänzen können, daß die zurückbleibenden kleinen Nester sich in Mikrosporenhäufen umwandeln. Es liegt also eine eigentümliche Modifikation der Anisosporenbildung vor. Die Anlagen der weiblichen Schwärmer (Makrosporen) werden früh

Mehrere wichtige Stadien der Anisosporenbildung von *Th. nucleata* hat R. HERTWIG (1876) bereits richtig erkannt. Er unterscheidet unter den 30 von ihm geschnittenen Spiritusexemplaren dieser Species 1. solche, die ein Binnenbläschen besitzen, aber keine kleinen Kerne in der Centrakapsel (also vegetative Stadien, die zum Teil, nach den Abbildungen zu schließen, im ersten Anfang der Anisosporenbildung stehen,) und 2. solche, die ein Binnenbläschen und außerdem eine mehr oder weniger bedeutende Anzahl von kleinen Kernen in dem intrakapsularen Protoplasma enthalten. Da das Binnenbläschen in demselben Maße an Größe abnimmt, als sich im Inhalt der Centrakapsel Kerne ausbilden und vermehren, und da außerdem die reduzierten Binnenbläschen später Stadien eine stark gefaltete und oft wie zerrissen aussehende Membran und fast gar nicht färbbaren Inhalt aufwiesen, so entwirft HERTWIG (p. 64) folgendes Bild von dem Verlaufe der Schwärmerbildung bei *Th. nucleata*: „Anfänglich ist die Centrakapsel ein einzelliger Körper mit großem centralen Kern, dem Binnenbläschen; allmählich entstehen im Protoplasma, das zwischen dem Kern und der Kapselmembran liegt, kleine Kerne, die sich durch Teilung vermehren, während im Binnenbläschen zunächst die Binnenkörper verschwinden, später dieses selbst sich rückbildet. Im Verlauf dieses Prozesses lösen sich die anfänglich vorhandenen Öltropfen und Konkrementkugeln auf und es zerfällt der Kapselinhalt in zahlreiche Stücke und diese wieder in die einzelnen Schwärmeranlagen.“

Entgangen ist HERTWIG (obwohl er die strahlige Anordnung gesehen und abgebildet hat) das Vorhandensein eines Centrosoms und sein Austreten aus der Kernmembran, das Hervorquellen des chromatinhaltigen Kernsaftes durch die — von ihm übrigens zuerst deutlich erkannten — Poren der Kernmembran, ferner das Austreten der Chromatinstücke aus dem primären Kerne und in späten Stadien die Differenzierung der kleinen Kerne und ihre mitotische Teilung, und endlich auch die Verschiedenheit dieser Kerne in den Anlagen von Makro- und Mikrosporen, sowie die sexuelle Differenzierung der reifen Schwärmer. Bei der Diskussion über die Frage, ob die Kerne von der gesamten Masse des Binnenbläschens oder speziell von den Binnenkörpern sich ableiten, spricht HERTWIG der letzteren Auffassung größere Wahrscheinlichkeit zu. Er ist der Meinung (p. 66), daß „im Centrum eine Vermehrung der Nukleoli stattfindet, daß

aus der Centrakapsel ausgestoßen und differenzieren sich im Extrakapsularium, während die zurückbleibenden reduzierten Nester zunächst noch die vegetativen Funktionen unterhalten, dann aber in männliche Schwärmer (Mikrosporen) zerfallen.

diese periodisch nach der Peripherie transportiert werden, um hier in das Protoplasma überzutreten“, und bedauert, daß es ihm nicht geglückt ist nachzuweisen, daß die Kerne zuerst im Umkreis des Binnenbläschens sich auffinden, und daß um diese Zeit schon das Binnenbläschen gleich gestaltete Nukleoli enthält.

### Literaturverzeichnis.

- BRANDT, K. (1885): Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora. XIII. Monographie.
- (1890): Neue Radiolarienstudien. Mitteil. d. Vereins Schlesw.-Holstein. Ärzte. 12. Heft.
- (1895): Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. (Syst. nsw.) 9. Bd.
- (1902): Beiträge zur Kenntnis der Colliden (I u. II). Arch. f. Protistenk. 1. Bd.
- CIENKOWSKI, L. (1871): Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7.
- HAECKEL, EENST (1862): Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. Berlin.
- (1887): Report on the Radiolaria. The Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology Vol. XVIII.
- HERTWIG, RICHARD (1876): Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig.
- (1879): Der Organismus der Radiolarien. Jen. Denkschr. Bd. II.
- SCHNEIDER, ANT. (1867): Zur Kenntnis des Baues der Radiolarien. Arch. f. Anat. u. Physiol.
- VERWORN, M. (1891): Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. ges. Physiol. V. 51 Bonn.
- (1893): Über die Fähigkeit der Zelle, aktiv ihr spezifisches Gewicht zu verändern. ibid. V. 53.

### Tafelerklärung.

Alle Figuren nach Material aus dem Golfe von Neapel.

#### Tafel XI.

Fig. 1—10. Schnitte von *Th. nucleata*, und zwar Fig. 1 vegetativ, 2—10 frühe Stadien der Anisosporenbildung. Fig. 11 frühes, 12 späteres Stadium der Anisosporenbildung von einer *Th. nucleata* nahestehenden Species (Schnitte).

1. *Th. nucleata*. Schnitt durch ein vegetatives Individuum. Übersichtsbild: Links der primäre Kern (Binnenbläschen), rechts davon das intrakapsulare Plasma mit Vakuolen und Konkretionen; weiter rechts folgt auf die Centalkapselmembran das Extrakapsularinn mit Pigmentschicht. Pseudopodien, zahlreichen Vakuolen und der Gallertsubstanz. Vergr. 100.

2. *Th. nucleata*. Schnitt durch die Centralkapsel eines Individuums mit Centrosom im primären Kern. Vergr. 100.

3. Von demselben Individuum ein Teil des Kernes mit den Chromatinmassen aus einem anderen Schnitt. Vergr. 320.

4. *Th. nucleata*. Schnitt durch eine Centralkapsel, zeigt ähnlich wie Fig. 2 die im Kernsaft des Binnenbläschens schwebende Kugel mit den peripher angeordneten Chromatinstücken. Vergr. 100.

5. Aus einem anderen Schnitt desselben Individuums ist nur das Binnenbläschen (mit dem excentrisch werdenden Centrosom) dargestellt. Vergr. 320.

6. *Th. nucleata*. Schnitt durch eine Centralkapsel. Der Mittelpunkt der Strahlenfigur ist nach der Kernmembran gerückt, die schleifenförmigen Chromatinstücke mitziehend. Das Centrosom ist in dem betreffenden Schnitt nicht vorhanden. Außerhalb der Kernmembran kleine, durch Karmin geführte Körnchen (ansgetretener Kernsaft). Vergr. 100.

7. *Th. nucleata*. Stück des Kernes mit etwas intrakapsularem Plasma von einem anderen Individuum. Das Centrosom ist, die Strahlen nach sich ziehend, an die Kernmembran gerückt. Da, wo das Centrosom an der etwas eingebuchteten Kernmembran liegt, ist die Kernmembran nicht zu erkennen. Am freien Ende der Strahlen schleifenförmige Chromatinfäden und Stücke, zum Teil mit kleinen Vakuolen. Die durch die Poren der Binnenbläschenmembran hervortretenden Kernsafttröpfchen hängen zum Teil noch fest an der Membran. Vergr. 320.

8. *Th. nucleata*. Das Centrosom ist durch ein Loch der Binnenbläschenmembran hindurchgetreten und liegt nun an der Außenseite des Kernes. Einige Chromatinkörner liegen in den Strahlen. (Die schlingenförmigen dicken Chromatinfäden befinden sich im Nebenschnitt.) Hervorgequollener Kernsaft hängt in kurzen Fäden an der ganzen Oberfläche der Membran des Binnenbläschens. Vergr. 320.

9. *Th. nucleata*. Stück des primären Kernes. Im Kernsaft Chromatinstücke und Fäden mit kleinen Vakuolen. Außerhalb der Kernmembran kleine Tröpfchen oder Körnchen von ausgetretenem Kernsaft. Vergr. 320.

10. *Th. nucleata*. Das Centrosom ist in dem Schnitt nicht vorhanden, nur die Strahlen nebst Chromatinfäden, die in der Richtung der Strahlen liegen. Außerhalb der Kernmembran färbbare Körner. Vergr. 320.

11. Schnitt durch ein im Beginn der Anisoporenbildung stehendes Individuum von einer *Th. nucleata* sehr ähnlichen, kleineren Species. Membran des Binnenbläschens schwach gefaltet. Dicke schleifenförmige oder rundliche Chromatingebilde nahe der Membran. Das intrakapsulare Plasma ist in der unmittelbaren Umgebung des Binnenbläschens sehr ähnlich dem „Kernsaft“, nahe der Centralkapsel aber sehr deutlich radiär gestreift. Zweierlei Konkretionen, kleine nahe dem Kern, große weiter außen. Vergr. 320.

12. Schnitt durch ein anderes Exemplar derselben Species wie Fig. 11 in einem etwas späteren Stadium der Anisoporenbildung. Die Binnenbläschenmembran ist stärker gefaltet. Die peripher gelegenen Chromatinklumpen sind zum Teil dicht an die Wand gepreßt. Ein Klumpen (in der Figur oben etwas links) liegt sogar außerhalb der Membran zwischen zwei Falten. In der Umgebung des Binnenbläschens zahlreiche Kernsaftkörnchen. Durch das intrakapsuläre Protoplasma sind Gruppen von 2–4 homogenen, sekundären Kernchen verteilt. Vergr. 320.

## Tafel XII.

Fig. 1—7 Anisosporenbildung von *Thalassicolla*, 8 u. 9 reife Anisosporen von *Sphaerozoum*, 10 u. 11 von *Th. nucleata*, 14 u. 15 Beginn der Isosporenbildung bei *Th. nucleata*.

1. *Th. nucleata* in Anisosporenbildung. Die Wand des Binnenbläschens ist stark gefaltet und unvollständig. Die Umgebung enthält Kernaftkörnchen. Sekundäre Kernchen, die deutlich differenziert sind und geringere Größe besitzen als in Taf. 11 Fig. 12, finden sich zu 16 und mehr in einem Haufen. Konkretionen noch erhalten. Vergr. 320.

2. *Th. nucleata* in Anisosporenbildung. Nur das Binnenbläschen und ein Teil des umgebenden intrakapsularen Plasmas ist gezeichnet. Kernchengruppen meist aus zahlreichen (8—32) kleinen differenzierten Kernen zusammengesetzt. Vergr. 320.

3. *Thalassicolla* in Anisosporenbildung, ein Schnitt durch die ganz Centrakapselmasse ist dargestellt. Im mittleren Teile das stark reduzierte Binnenbläschen. Die etwas unregelmäßige Anordnung der kernführenden Plasmaschläuche rührt daher, daß das Tier verletzt und ein Teil des Centrakapselinhalts herausgequollen war. Vergr. 100.

4. Spätes Stadium der Anisosporenbildung von *Thalassicolla*. An der Centrakapselmembran dicht zusammenliegende radiäre Plasmaschläuche, die sehr zahlreiche kleine Kerne enthalten. Der centrale Teil ist frei. Vergr. 100.

5. Von demselben Individuum ist (bei stärkerer Vergrößerung) das Rudiment des primären Kernes und seine Umgebung dargestellt. Einige kleine kernführende Schläuche knospen aus dem nur noch schwach färbaren Rest des Binnenbläschens hervor. Die radiären Plasmaschläuche enthalten außerordentlich zahlreiche, sehr kleine Kernchen. Veränderte Konkretionen noch vorhanden. Vergr. 320.

6. Von demselben Individuum Querschnitte der kernführenden Plasmaschläuche. Vergr. 320.

7. *Thalassicolla*. Verhältnismäßig ansehnlicher Rest des Binnenbläschens nebst dem inneren Ende der radiären (bis zur Centrakapselmembran reichenden), kernführenden Plasmaschläuche. Vergr. 100.

8 u. 9. Makro- und Mikrosporen von *Sphaerozoum punctatum*. Fig. 8 zwei Makrosporen nach dem Leben. Form ähnlich wie bei den Makrosporen von *Th. nucleata* (Fig. 10), Querfurche deutlich. Die glänzenden Körner sind aber zu einem Klumpen zusammengedrängt oder gar zu einer Kugel verschmolzen. Ein Exemplar, von der Seite dargestellt, bringt die eine in der Querfurche wellig schwingende Geißel zur Ansicht. Die andere Geißel entspringt auch in der Furche, schwingt aber frei. Beide Geißeln sind an der in Vorderansicht dargestellten Makrospore wiedergegeben. Fig. 9 links eine Mikrospore nach dem Leben — die eine Geißel schwingt wellig um den Schwärmerkörper, die andere ist nach hinten gerichtet —, rechts zwei konservierte Mikrosporen. Vergr. 1000.

10 u. 11. Makro- und Mikrosporen von *Th. nucleata* nach dem Leben. Die Geißeln (zwei an jeder Anisospore, in der Furche entspringend) sind nicht gezeichnet. Der Kern erscheint als Bläschen. Makrosporen mit zahlreichen glänzenden Körnchen und einer schrägen Ringfurche sind von verschiedenen Seiten in Fig. 10 dargestellt. Fig. 11 zeigt die sehr viel kleineren, mit nur wenigen Körnchen versehenen, schlankeren Mikrosporen. Vergr. 1000.

12. Schnitt durch ein vegetatives Individuum von *Th. nucleata*. Wenige Chromatinstücke im primären Kern. Vergr. 100.



13. Von demselben Individuum einige Binnenkörper des primären Kerns mit vakuolenartigem Hohlraum. Vergr. 320.

14. *Th. nucleata*, frühes Stadium der Isosporenbildung. Kern membranlos und fast homogen, nicht mehr regelmäßig kuglig, sondern mit abgerundeten Vorsprüngen versehen. Vergr. 100.

15. Anderes Exemplar, im wesentlichen wie Fig. 14; der Kern enthält aber noch einen undeutlichen Rest von Chromatinfäden. Vergr. 100.

#### Tafel XIII.

##### Isosporenbildung von *Th. nucleata*

1. Der fast homogene, membranlose Primärkern fließt nach allen Seiten hin, unter Bildung von Fortsätzen, aneinander. Vergr. 100.

2. Die Fortsätze sind länger und verzweigt. Der vakuolare, Konkretionen führende Saum von intrakapsularem Plasma ist schmaler geworden. Vergr. 100.

3. Der auseinander fließende Primärkern zerklüftet sich in größere und kleinere, unregelmäßige Stücke. Vergr. 100.

4. Der centrale Teil des vollständig wiedergegebenen Intrakapsulariums wird größtenteils von kleinen, ziemlich gleich großen Kernen eingenommen. Einige Vakuolen sind in diese centrale Masse eingedrungen. Die Konkretionen liegen in dem vakuolären, kernlosen, äußeren Saum von intrakapsularem Plasma. Vergr. 100.

5. Von demselben Individuum wie Fig. 4 ist die Grenze zwischen dem inneren kernführenden und dem äußeren, mit Konkretionen und zahlreicheren Vakuolen versehenen intrakapsulären Plasma bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Vergr. 320.

6. Von einem anderen Individuum ist ein Teil der inneren, kernführenden Masse, die in diesem Falle schon zahlreichere Vakuolen enthält, wiedergegeben. Vergr. 320.

7. In einem späteren Stadium ist das kernführende intrakapsuläre Protoplasma, die Vakuolen (bzw. Ölkugeln) nmlagernd, bis zur Centrakapselmembran vorgedrückt. Die blasser gewordenen Konkretionen sind darin verteilt. Der centrale Teil ist nun frei von kernführendem, vakuolärem Plasma. Im Gegensatz zur Anisosporenbildung ist weder ein Rest des Binnenbläscheus, noch eine radiäre, schlangenförmige Anordnung der Kerne vorhanden. Vergr. 100.

8. Detail von demselben Individuum. Während die beiden Übersichtsfiguren 4 und 7 die Verteilung des kernführenden Plasmas und der Vakuolen zeigen, gibt ein Vergleich der entsprechenden Detailfiguren 5 und 8 nähere Aufschlüsse über die kleinen Kerne, ihre Dimensionen und Lagebeziehungen. Vergr. 320.

9. Mit Jod abgetötete Isosporen von *Th. nucleata*, um die beiden Geißeln zu zeigen. Vergr. 1000.

10. Zwei reife Isosporen von *Th. nucleata* nach dem Leben, die langen Geißeln sind nicht gezeichnet. Vergr. 1000.

11. Zwei konservierte und gefärbte Isosporen von *Th. nucleata* zeigen den Kern. Vergr. 1000.

#### Tafel XIV.

Fig. 1—5, 7 u. 8 betreffen *Th. gelatinosa* (verschiedene Stadien), 14 u. 15 *Th. spmida*. Fig. 9—13 Eiweißkugeln mit Konkretionen von *Thalassicolla*.

1. *Th. gelatinosa*. Schnitt durch eine Centrakapsel, die im Beginn der Isosporenbildung steht. Kernmembran noch vorhanden. Kern kuglig, aber fast homogen, enthält einige Vakuolen. Die großen, vakuolenartigen Hohlräume im

intrakapsularen Plasma sind die Räume, die von Ölkugeln vor der Behandlung mit Alkohol erfüllt waren. Vergr. 100.

2. *Th. gelatinosa*. Binnenbläschen aus einem lebenden, vegetativen Individuum isoliert, mit Osmium behandelt. Die dünnen Chromatinfäden waren schon während des Lebens zu erkennen, traten aber durch Osmiumbehandlung deutlicher hervor. Vergr. 100.

3. *Th. gelatinosa*. Es ist nur der Kern (Binnenbläschen) gezeichnet und der Abstand der Centrakapselmembran vom Kern angedeutet. Schnitt durch ein frühes Stadium der Anisosporenbildung. Die im Kern schwebende Kugel ist — ähnlich wie bei *Th. nucleata* — mit schleifenförmig gebogenen Chromatinfäden versehen, die durch Strahlen mit einem Centrosom zusammenhängen. Die Chromatinfäden sind, wie auch die zwei folgenden Figuren zeigen, sehr dünn. Das Centrosom ist am Rande der Innenkugel und rückt, die Schleifen hinter sich herziehend, nach der Kernmembran. Vergr. 100.

4. *Th. gelatinosa*. Kernmembran geschrumpft und faltig. Das Centrosom liegt schon nahe der Membran, die an dieser Stelle etwas eingedrückt ist. Die Chromatinschleifen sind sehr regelmäßig angeordnet. Vergr. 100.

5. *Th. gelatinosa*. Centrosom nahe der Kernmembran, die an der Stelle sich eingestülpt für den Durchtritt des Bläschens. In diesem Falle sind drei aufeinander folgende Schnitte übereinander gezeichnet. Vergr. 100.

6. Von einer *Th. gelatinosa* ähnlichen, aber kleineren Species, die mehr noch an *Th. nucleata* erinnert (S. 261), ist ein Schnitt durch ein frühes Stadium der Anisosporenbildung dargestellt. Im Kern befinden sich Vakuolen mit Chromatinstücken, dicht an die Kernmembran gedrängt und zum Teil über die Membran sich vorwölbdend. An der äußeren Oberfläche der Kernmembran sind Kernsafttröpfchen vorhanden. Sekundäre Kerne fehlen noch. Vergr. 100.

7. *Th. gelatinosa*. Fast die Hälfte des Randes des Binnenbläschens von einem ziemlich frühen Stadium der Anisosporenbildung. (In dem intrakapsularen Plasma sind schon kleine Gruppen von 2—4 sekundären Kernen vorhanden.) Die Membran des Binnenbläschens ist an mehreren Stellen unterbrochen. An solchen Stellen quellen Vakuolen mit kleinen Kernen hervor. Vergr. 320.

8. *Th. gelatinosa*. Späteres Stadium der Anisosporenbildung. Die Membran des Binnenbläschens ist nur an der einen Seite deutlich. Vakuolenartige Gebilde mit je mehreren differenzierten Kernen liegen in der Binnenbläschenmasse und quellen in das umgebende vakuolare Protoplasma hervor. Im peripheren Teile des intrakapsularen Plasmas finden sich schon sehr zahlreiche Kerne, die sich zu schlangenförmigen Ansammlungen gruppieren. Unregelmäßige Chromatinmassen von etwa gleicher Größe, Gestalt und Färbbarkeit, wie sie in der Binnenbläschenmasse sich finden, liegen auch im vakuolaren intrakapsularen Protoplasma in der Nähe der sich ausbildenden Kernschlänche. Von den Konkretionen ist nichts mehr zu erkennen. Vergr. 320.

9. Ein lebend zerdrücktes Exemplar von *Th. gelatinosa* (in frühem Stadium der Schwärmerbildung) enthält noch Konkretionen in den Eiweißkugeln. Dieselben zeigen deutliche Schichtung. An ihnen befindet sich aber eine Anzahl von kleinen, schwächer lichtbrechenden Tröpfchen oder nur ein größerer Tropfen derart. Vergr. 320.

10. Von einem anderen Exemplar der *Th. gelatinosa*, das ebenfalls im Beginn der Schwärmerbildung stand, sind vier verschiedene Eiweißkugeln nach dem Leben dargestellt. Eine enthält eine unveränderte Konkretion, eine zweite eine Konkretion mit daran hängenden kleinen, fettartig glänzenden Tropfen, das

dritte zeigt eine stark reduzierte Konkretion nebst größerer Fettkugel, in der vierten Eiweißkugel ist nur noch die fettartige Kugel zu erkennen, von der Konkretion selbst aber nichts mehr. Vergr. 320.

11. In Eiweißkugeln liegende, verschieden große Konkretionen aus einem großen Exemplar von *Th. nucleata*. Die kleinen und etwas größeren Konkretionen sind deutlich eingekerbt; die großen aber sind durch Anlagerung weiterer Masse zu kugligen Knollen geworden. Das Vorhandensein von zwei Schichtungssystemen ist also nicht mit Teilungsvorgängen in Beziehung zu bringen. Vergr. 320.

12. Eiweißkugeln mit umgebildeten Konkretionen aus einer *Th. nucleata*, die nahe dem Anschwärmen war. In manchen Eiweißkugeln sind von den Konkretionen nur höckerige, unregelmäßige, aber noch doppelbrechende Reste übrig geblieben. Daneben befindet sich eine an einen Fetttropfen in Form und Lichtbrechungsvermögen erinnernde, aus der Konkretion ansgetretene Masse, die nicht doppelbrechend ist. Vergr. 320.

13. Aus einem anderen Individuum von *Th. nucleata*, das schon unreife und reife Schwärmer enthielt, ist eine Eiweißkugel mit deutlich geschichteter Konkretion dargestellt, die stark doppelbrechend ist, aber schwaches Lichtbrechungsvermögen besitzt. An der Konkretion fand sich eine Masse von lose zusammenlagernden, kleinen, eckigen, kristallähnlichen Körnern. Vergr. 320.

14. *Th. spumida*. Ein vollständiges Exemplar mit weit vortretenden, radiären Pseudopodiensträngen, die ebenso wie die Centralkapselmasse gelb erscheinen. Vergr. 3.

15. Schnitt durch die Centralkapsel einer vegetativen *Th. spumida*. Vergr. 100.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

## Recherches sur les Actinomyxidies.

### I. Sphæractinomyxon stolci CAULLERY et MESNIL.

Par

**Maurice Caullery**

et

**Félix Mesnil**

Maître de Conférences à la Faculté  
des Sciences de Paris.

Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur  
(Paris).

(Avec la Planche XV et 7 Figures dans le texte.)

### Sommaire.

- I. Historique.
- II. Anatomie et développement de *Sphæractinomyxon stolci* C. et M.
  1. Habitat.
  2. Étude *in vivo*.
  3. Étude de matériaux fixés et colorés.
    - a) Technique.
    - b) Phases successives du développement.
  4. Cycle évolutif de *Sphæractinomyxon stolci*.
- III. Comparaison avec les autres Actinomyxidies.
  1. Morphologie générale du groupe.
  2. Systématique.
- IV. Affinités des Actinomyxidies.
- V. Bibliographie des Actinomyxidies.
- VI. Explication de la planche.

### I. Historique.

La découverte des Actinomyxidies est due à ANTONIN STOLC. Il rencontra ces parasites en 1889 dans des Oligochètes (*Tubificidæ*) de la Moldau, récoltés à l'île de Stvanice, près de Prague. Il put les étudier assez complètement *in vivo*. Il publia un résumé de

ses recherches dans le Compte Rendu annuel du „Klub přirodo-vědecký“ pour 1890. En 1893, il revint sur leurs particularités dans un article d'ensemble sur les Sporozoaires, publié dans les „Vestník“ de l'Académie de Prague. Ces deux articles ne nous sont connus que par la citation qu'en fait MRÁZEK (1897).<sup>1)</sup> Enfin, en 1899, STOLC donna, en tchèque, une description des Actinomyxidies, accompagnée de figures. Il en a paru une traduction française dans le Bulletin International de l'Académie des Sciences de Bohême pour 1898. C'est ce travail que nous avons eu sous les yeux et auquel il suffit de s'arrêter.

Trois espèces y sont décrites, réparties en trois genres différents:

*Synactinomyxon tubificis*, parasite dans *Tubificex rivulorum*.

*Hexactinomyxon psammoryctis*, parasite dans *Psammoryctes barbatus*.

*Triactinomyxon ignotum*, dans un Tubificide nouveau qui n'est pas décrit.

On les trouve dans la paroi intestinale, au delà de l'œsophage. Les Oligochètes infectés sont très rares,<sup>2)</sup> mais en revanche renferment le parasite en abondance. On peut les deviner à l'aspect extérieur; le ver en effet a des vaisseaux sanguins d'un jaune pâle au lieu de la couleur rouge normale. L'épithélium intestinal est fortement altéré et quelquefois même détruit sur plusieurs segments.

STOLC a fait une bonne étude morphologique de ces parasites, malgré les difficultés qu'elle présentait. Il a reconnu qu'ils forment des sortes de kystes renfermant toujours huit individus (spores), constitués chacun par une paroi et un contenu bien distincts. La paroi très compliquée offre une symétrie d'ordre ternaire. Elle comprend trois cellules enveloppantes, se prolongeant en longs appendices dont la disposition caractérise les genres<sup>3)</sup> et trois cellules, placées au pôle supérieur, contenant chacune une capsule polaire de Myxosporidie, avec un long filament enroulé, dévaginable. Le contenu de chaque spore est une masse protoplasmique granuleuse (un syncytium, dit l'auteur) renfermant plusieurs noyaux. Ceux-ci sont petits dans le genre *Synactinomyxon*, grands et facilement visibles dans les deux autres. STOLC a interprété avec raison ce contenu comme la masse germinative. Dans des *Hexactinomyxon*

<sup>1)</sup> Les dates entre parenthèses renvoient à l'index bibliographique des travaux sur les Actinomyxidies. Les renvois à des mémoires ne portant pas sur le groupe ont été faits au bas des pages.

<sup>2)</sup> Un sur près de 300, dit STOLC

<sup>3)</sup> V. infra, Systématique, p. 296.

extraits de leur hôte, il l'a vu sortir de la spore et présenter des mouvements amiboïdes. Dans *Triactinomyxon*, il a noté des mouvements analogues, mais seulement à l'intérieur de la spore. Enfin STOLC a constaté que les spores, grâce à leur enveloppe, peuvent se conserver dans leur intégrité dans le milieu extérieur.

En somme, la description que nous venons de résumer rend compte d'une manière très satisfaisante de la structure des Actinomyxidies adultes. Sur le développement, STOLC n'a publié aucune observation. Sur les affinités de ces nouveaux organismes, les considérations qu'il émet ne sont pas heureuses. Sans doute il note l'homologie des capsules polaires avec celles des Myxosporidies, mais il insiste surtout sur un rapprochement malencontreux avec les Dicyémides, comparant l'enveloppe des spores et leur contenu chez les Actinomyxidies respectivement à l'ectoderme et aux éléments internes des Dicyémides.

MAŁZEK (1900), analysant dans *Zoologisches Centralblatt* le travail de STOLC, s'est élevé justement contre ce rapprochement avec les Dicyémides et a vu dans les Myxosporidies les véritables affinités des Actinomyxidies. Il considère même celles-ci comme se rangeant, sans doute à cause des prolongements des cellules pariétales des spores, à côté des *Ceratomyxa*. Nous discuterons cette opinion. Disons cependant dès maintenant qu'il n'y a là qu'une ressemblance fortuite ou de convergence, comme le prouve le genre *Sphaeractinomyxon* qui fait l'objet du présent mémoire.

MINCHIN (1903) mentionne en quelques mots les Actinomyxidies, en les rangeant à la suite des Myxosporidies („Myxosporidia (?) incertæ sedis“, p. 297) et en citant les opinions de STOLC et de MAŁZEK. L'un de nous (MESNIL, 1903), rendant compte du traité de MINCHIN s'exprimait ainsi: „L'auteur range les Actinomyxidies de STOLC... à juste raison, croyons nous, dans les Myxosporidies.“ C'est d'ailleurs précisément à ce moment que nous rencontrions dans des Oligochètes marins (*Clitellio arenarius* et *Hemitubifex benedii*) littoraux de l'anse St Martin (près le cap de la Hague, Manche) l'espèce que nous avons étudiée.

L. LÉGER, de son côté, avait retrouvé des *Triactinomyxon* sur lesquels il avait fait (1903) une communication au Congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences à Angers (août 1903).<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Voici textuellement les quelques lignes publiées par LÉGER dans le *Compte-Rendu* de ce Congrès (distribué en janvier 1904):

„Sur les Actinomyxidies. — M. L. LÉGER a retrouvé les rares et curieux parasites que STOLC a signalés dans les Tubificides sous le nom d'Actinomyxidies.

Nous avons décrit (1904a) d'une façon préliminaire notre type nouveau (*Sphaeractinomyxon stolci*) en 1904. Il a une structure tout à fait homologue de celle des espèces de *Stolc*: même groupement des spores par huit, même symétrie ternaire des parois sporales, mais celles-ci sont sphériques, sans prolongements rappelant les *Ceratomyxa* (ce qui, en dehors d'autres considérations, suffirait à infirmer le rapprochement trop particulier proposé par *Mrázek*). Nous avons pu, en outre, observer les principaux traits du développement de cette forme nouvelle et nous en donnons la première description (formation de l'enveloppe générale; multiplication des cellules dans celle-ci; différenciation, côte à côte, des parois sporales et du tissu germinal, qui, fait extrêmement curieux, se développe hors des spores et ne pénètre dans l'intérieur de celles-ci qu'à maturité). — Dans une seconde note (1904b), nous discutons les affinités des Actinomyxidies, écartons toute analogie avec les Dicyémides et concluons en ces termes: „La haute différenciation de cette sporulation, la symétrie ternaire des spores (en particulier le nombre 3 des capsules polaires), la complication de l'enveloppe sporale, l'histoire du tissu endosporal et son état multinucléé, sont autant de particularités qui, en n'effaçant aucunement, dans l'ensemble, le faciès myxosporidien des Actinomyxidies, en font un groupe spécial que nous regardons comme équivalent aux Myxosporidies *s. str.*, aux Microsporidies et aux Sarcosporidies.“

A la suite de nos communications, *LÉGER* publia (1904 a et b) d'une façon plus étendue, ses observations sur *Triactinomyxon*;<sup>1)</sup> elles avaient porté également sur le développement. Sur ce dernier point, ses résultats concordent, somme toute, absolument avec les nôtres. Nous n'y insistons pas pour le moment. Il a vu, chez *Triactinomyxon ignotum* *Stolc*, au terme du développement, la masse germinative de chaque spore former huit sporozoïtes bien individualisés (et 32 dans une autre espèce).

Pour les affinités avec les Myxosporidies, *LÉGER* précise qu'il

Ce que *Stolc* considère comme l'individu (mésozoaire) du *Triactinomyxon* est, d'après *L. Léger*, une spore comparable à celles des Myxosporidies. Ces spores diffèrent toutefois de celles des Myxosporidies actuellement connues, par la présence de trois capsules urticantes, trois cellules recouvrantes et de nombreux germes ou sporozoïtes (8 ou 32 selon les espèces) à leur intérieur. Les Actinomyxidies méritent donc de constituer une famille très spéciale dans le groupe des Myxosporidies" (p. 228—229).

<sup>1)</sup> *LÉGER* a trouvé, dans *Tubifex tubifex*, deux espèces de *Triactinomyxon*.

les fait entrer, comme famille à part, dans les „Myxosporidies *sensu lato*“.

Nos premières recherches n'avaient pu être faites que sur des matériaux des plus restreints. Les Oligochètes en effet ne sont que très rarement parasités dans la région du cap de la Hague. Nous avons pu compléter ces premiers résultats, grâce à l'obligeance de notre ami CH. PÉREZ, Professeur de Zoologie à l'Université de Bordeaux, qui retrouva *Sphæractinomyxon stolci* dans les mêmes Oligochètes à Royan (Charente-Inférieure): dans cette station, le parasite et ses hôtes sont très abondants et nous pûmes recevoir à diverses reprises des matériaux vivants à Paris. Nous tenons à exprimer ici toute notre reconnaissance pour ce fait. Une étude attentive nous permit de préciser l'origine des enveloppes sporales et des masses germinales et de constater, à la base de leur différenciation, le fait important d'une conjugaison légèrement anisogamique que nous avons signalée dans une note préliminaire (1905). Il reste, malgré cela, encore des lacunes dans l'histoire du cycle évolutif de *Sphæractinomyxon stolci*. Mais la publication des résultats que nous avons acquis fournira une base à des recherches ultérieures.

## II. Anatomie et développement de *Sphæractinomyxon stolci* C. et M.

### 1. Habitat. Localisation dans l'hôte etc.

Hôtes. Nous avons trouvé tout d'abord *Sphæractinomyxon stolci* dans des Oligochètes littoraux des environs du cap de la Hague (Manche), dans l'anse St Martin. Ces Oligochètes sont des Tubificides; l'un d'entre eux est *Clitellio arenarius* O. F. MÜLLER. C'est une espèce transparente, où le parasite est facile à constater. Les autres Oligochètes parasités se déterminent *Clitellio ater* CLAP. et *Tubifex papillosus* CLAP. Ce sont des vers un peu plus gros, dont le tégument papilleux est fortement pigmenté en noir. Ils se distinguent par l'absence de soies capillaires aux rames dorsales chez le premier, par la présence de ces soies chez le second. Toutefois BEDDARD<sup>1)</sup> déclare que les soies capillaires sont tantôt présentes tantôt absentes, chez des vers appartenant à une espèce qu'il identifie à *Clitellio ater* CLAP. et *Tubifex benedii* D'UDEKEM. Il considère *Clitellio ater*

<sup>1)</sup> BEDDARD: A monograph of the order Oligochaeta.



CLAP. et *Tubifex papillosus* CLAP. comme synonymes d'*Hemitubifex benedii* d'UDEKEM (1855). Nous ne voulons pas trancher ici cette question de synonymie. Nous nous contentons de dire que nous n'avons jamais eu de difficultés à distinguer les deux espèces de CLAPARÈDE. Tous ces vers vivent d'une façon grégaire sous les pierres, dans un sable un peu grossier, dans la zone des marées; les deux ou trois espèces sont intimement mélangées. Dans l'anse St Martin, les Oligochètes infectés sont très rares.<sup>2)</sup> M. PÉREZ a rencontré à Royan le parasite et ses hôtes dans des conditions identiques. *Clitellio arenarius* est l'espèce de beaucoup dominante et elle est très fréquemment parasitée. Dans des paquets d'individus recueillis au hasard, à la plage, il n'était pas rare d'en trouver deux infectés sur trois. Les Actinomyxidies sont communes également dans les formes à pigment noir: les individus de celles-ci que nous avons examinés au microscope ne présentaient pas de soies capillaires et correspondaient donc plus particulièrement à *Clitellio ater*.

Beaucoup de parasites et les Sporozoaires en particulier, se montrent rigoureusement spécifiques d'un hôte déterminé. Il serait donc conforme à cette règle que, chez des espèces d'Oligochètes différentes, nous eussions des espèces d'Actinomyxidies distinctes. C'est du reste ce qui est le cas pour les formes d'eau douce antérieurement décrites. Mais ici nous n'avons fait aucune observation qui indiquât des différences morphologiques entre les parasites examinés dans les divers Oligochètes. Nous les considérons donc comme appartenant tous à une seule espèce *Spharactinomyxon stolci* C. et M. La communauté absolue d'habitat et l'infestation simultanée des hôtes dans les deux stations très éloignées (anse St Martin et Royan) sont d'ailleurs des présomptions en faveur de cette conclusion. Nous ne considérons cependant pas comme impossible qu'on ne sépare cette espèce unique en plusieurs ayant chacune un hôte déterminé. Nous avons pensé un instant trouver, dans des variations de taille des spores et de la masse totale du parasite, des indications dans le sens de la pluralité des espèces. Des mesures directes nous ont montré que ces variations n'étaient pas corrélatives de la différence d'hôtes.

<sup>2)</sup> Sur de nombreux vers examinés en 1903, sept seulement étaient parasités: 2 *Clitellio arenarius*, sur plus de 100, et 5 *Hemitubifex benedii* (2 à caractères de *Tubifex papillosus*, 3 à caractères de *Clitellio ater*). Dans cette localité, les *H. benedii* sont moins rarement infestés que les *Clitellio arenarius*.

Localisation du parasite dans l'hôte. Cette localisation est tout à fait différente de celle des autres espèces d'Actinomyxidies. Toutes celles-ci en effet se développent dans l'épithélium intestinal, d'après les observations de STOLC et de LÉGER, et à maturité, les spores tombent dans la lumière du tube digestif, tandis que tout le développement de *Sphæractinomyxon stolci*, s'accomplit dans le cœlome. Malgré l'existence de disséminations, le parasite se rencontre en général dans toute l'étendue du corps du ver, sauf dans les segments antérieurs pré-génitaux. Il y est, dans la règle, très abondant et présent simultanément aux différents stades. On trouve cependant des infections, sans doute très récentes, où il est rare; d'autres plus avancées où prédominent encore de beaucoup les stades jeunes et où les spores mûres sont rares; d'autres enfin où les spores mûres ou presque mûres dominent.

## 2. Étude *in vivo*.

L'étude *in vivo* fournit un nombre limité de renseignements. Elle ne procure en particulier aucune indication sur les noyaux qui sont, on peut dire, invisibles; mais elle donne cependant des compléments importants à l'examen des matériaux fixés et colorés. Bien que l'étude de ceux-ci soit placée ensuite, nous y ferons parfois appel en décrivant d'abord les aspects du parasite vivant. C'est d'ailleurs sous ce premier aspect que les Actinomyxidies se présenteront le plus souvent aux observateurs ultérieurs.

État adulte. À l'état adulte et à un faible grossissement, *Sphæractinomyxon stolci* forme des masses transparentes, sensiblement sphériques ou de contour allongé et plus ou moins irrégulier, limité par une membrane mince; on y distingue huit sphères à paroi bien nette et assez réfringente (fig. 1), à contenu clair, qui sont les huit spores. Les dimensions varient légèrement. Nous notons pour la masse totale, dans un cas  $47\ \mu$  sur  $72\ \mu$ , dans deux autres des diamètres uniformes de  $50\ \mu$  et  $37\ \mu$ ; et pour les spores, dans ces trois cas, respectivement  $20\ \mu$ ,  $23\ \mu$  et  $17\ \mu$  de diamètre. La réfringence des spores, leur nombre de huit, donnent au parasite un aspect très caractéristique. Quelquefois, mais cependant rarement, on trouve dans le cœlome de l'hôte des spores isolées, parfois en très-grand nombre. Elles sont régulièrement sphériques et sans prolongements d'aucune sorte.

À un fort grossissement, on distingue les détails suivants. La membrane générale est mince, mais présente, de place en place, des groupes de petites vésicules réfringentes, légèrement jaunâtres.

de dimensions variables, rappelant un peu l'aspect de la graisse. Les spores sont serrées, les unes contre les autres, par pression réciproque et ont une disposition en général assez régulière, comme le montre la fig. 2, où l'une occupe un des pôles, quatre autres forment l'équateur et des trois autres, deux sont visibles en partie, la troisième étant tout à fait cachée au pôle opposé. La paroi des spores est résistante et mesure  $1\ \mu$ , 5 à  $2\ \mu$  d'épaisseur. Chaque spore forme une sphère très régulière et, à son pôle tourné vers le centre de la masse totale du parasite, on aperçoit (fig. 3) trois vésicules réfringentes, piriformes, les capsules polaires proprement dites, qui ont en moyenne  $7\ \mu$  sur  $4\ \mu$ , 5. Elles sont renfermées chacune dans une cellule elliptique, dont on aperçoit assez bien les contours et dont le grand axe a environ  $8\ \mu$ . Une observation attentive montre dans chaque capsule polaire un filament enroulé (fig. 5). La surface même de la spore montre, sur chaque hémisphère, trois lignes de renforcement ou de suture, formant des arcs de grands cercles, se rencontrant aux pôles, sous des angles de  $120^\circ$ ; les trois lignes de l'un des hémisphères sont dans les plans bissecteurs de celles de l'autre hémisphère; au pôle opposé aux capsules polaires, les trois lignes considérées délimitent à leur intersection un petit espace circulaire. Ces particularités sont indiquées dans les diverses orientations des spores, dans les figures 2, 3 et 4 (voir aussi les fig. 46 et 47). Cette étude montre donc une symétrie ternaire très parfaite de la paroi sporale, malgré sa forme sphérique.

Le contenu de la spore apparaît comme une masse finement granuleuse, peu réfringente, incolore, remplissant l'intérieur sauf les parties occupées par les capsules polaires.

Nous avons obtenu la dévagination des filaments spiraux des capsules polaires, par l'action d'une solution assez concentrée de potasse caustique. Nous avons essayé sans succès l'acide nitrique et l'eau iodée. La fig. 6 montre l'aspect d'une spore après action de la potasse caustique. Les filaments sont, comme on voit, assez épais et courts.

**Stades variés du développement.** On en trouve facilement une série que l'on interprète sans difficulté, si l'on connaît préalablement les matériaux fixés et colorés. Nous n'en avons représenté que deux (fig. 7 et 8), à titre d'indication. La fig. 7 est un stade qui montre la paroi et deux cellules internes (il mesure environ  $15\ \mu$ ). Celles-ci, sphériques et pressées l'une contre l'autre, sont parfaitement hyalines et on ne distingue pas les noyaux. La paroi est assez épaisse, hyaline, mais offrant des gronpes de vésicules

réfringentes et légèrement colorées, que nous avons déjà signalées dans l'adulte et qui sont ici particulièrement abondantes. Nous observons le même aspect de la paroi à tous les stades, en particulier dans celui de la fig. 8. Celui-ci montre dix cellules internes parfaitement hyalines; deux sont plus grosses. Il est très fréquent; nous y reviendrons dans l'étude histologique ci-dessous. Il mesure environ  $20\ \mu$  de diamètre. On trouve, sans trop de peine, *in vivo*, des stades entre les fig. 7 et 8, avec 3, 4, 6 cellules internes. Nous avons mesuré ainsi un stade à 6 cellules internes qui avait  $25\ \mu$  de diamètre. Nous l'indiquons ici pour faire remarquer les variations assez étendues des dimensions. On constate aussi dans les préparations *in vivo* (dilatation du ver), de petites masses sphériques ou allongées indivises, ayant les mêmes inclusions que la paroi des stades décrits ci-dessous. Ce sont les stades où il n'y a pas de division en cellules, mais où on trouve, par la coloration, deux noyaux (*v. infra*, fig. 11).

Les stades avancés du développement ne pourraient guère être interprétés sans la connaissance des matériaux colorés. Avec l'aide de celle-ci, on reconnaît, groupées vers le centre de la masse totale du parasite, huit enveloppes sporales, où se différencient sur chacune, trois vésicules réfringentes (les capsules polaires) et vers la périphérie huit autres amas protoplasmiques, d'abord hyalins, puis vers la fin de leur évolution offrant l'aspect d'une fine striation. Ce sont les masses germinales qui sont, nous l'avons déjà dit, d'abord extérieures aux spores. Il est inutile d'y insister davantage pour le moment. L'enveloppe générale offre toujours le même aspect.

L'étude histologique nous montrera que cette enveloppe, dès sa différenciation (stade fig. 7 ou 13) jusqu'à l'état tout-à-fait adulte, est constituée par deux cellules. On est tenté de la considérer comme une paroi kystale et c'est une désignation qui vient naturellement sous la plume dans les descriptions. Mais une paroi de kyste est anhyste en principe, ce qui n'est pas le cas ici. De plus, la permanence des deux noyaux en bon état (*v. étude histologique*) et surtout l'aspect *in vivo* de cette paroi, avec ses vacuoles réfringentes (disparaissant dans les manipulations histologiques habituelles) qui semblent bien être des substances de réserve; le fait que les cellules internes, dans les premiers stades, sont étroitement appliquées contre elle, que de plus les masses germinales, par une anomalie jusqu'ici unique et tout à fait singulière, se développent non pas dans les spores mais au dehors et contre la paroi, tout cela donne à penser que les deux cellules pariétales, servant d'enveloppe à l'ensemble

des huit spores jusqu'à la fin de leur évolution, ont un rôle trophique capital et assimilent aux dépens de l'hôte les substances dont s'édifient les diverses parties du parasite.

Nous ne jugeons pas utile de décrire avec plus de détails le *Sphæractinomyxon* à l'état vivant, toute étude plus précise impliquant la connaissance des noyaux que donne seule l'action des réactifs fixateurs et colorants.

### 3. Étude de matériaux fixés et colorés.

#### a) Technique.

Nous avons fait des coupes en séries dans des *Oligochètes* infectés et des frottis humides par dilacération. Comme fixateurs, dans un cas et dans l'autre, nous avons employé, le formol picro-acétique de BOUIN, le liquide de BORREL,<sup>1)</sup> le sublimé acétique et le liquide de PERENYI. C'est au liquide de BOUIN que nous donnons la préférence, c'est avec lui que les colorations à l'hématoxyline réussissent le mieux. Comme colorants, nous nous sommes servis de l'hémalum de MAYER, de l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN et, après la fixation au liquide BORREL, de rouge magenta et picro-indigo-carmin.<sup>2)</sup> Cette dernière méthode ne réussit pas en général pour la coloration de spores mûres, à cause des difficultés de pénétration des liquides successifs à travers leur paroi.

Nous recommandons donc la fixation au liquide de BOUIN pendant une à trois heures et la coloration par l'hématoxyline de HEIDENHAIN en faisant un mordantage et une coloration de 12 heures environ pour chaque opération.

On ne peut en général avoir une coloration également bonne de tous les stades; les spores mûres, en effet, dans lesquelles a

---

1) Acide osmique	2 g
Chlorure de platine	2 g
Acide chromique	3 g
Acide acétique cristallisable	20 cc
Eau	350 cc

<sup>2)</sup> Cette technique combinée par BORREL donne de très belles colorations dans des tissus très variés. Quand les pièces sont bien lavées après fixation, on colore sur lames, par une solution aqueuse saturée de rouge magenta (pendant 15 minutes à 40° ou une à plusieurs heures à 15°), on lave au picro-indigo-carmin (solution concentrée aqueuse de carmin d'indigo 2 parties; solution saturée d'acide picrique 1 partie) pendant une à deux minutes; on lave très rapidement à l'eau, puis à l'alcool absolu et on achève la différenciation par l'essence de girofle. Si elle ne se fait pas bien, on repasse rapidement par l'alcool, l'eau, le picro-indigo-carmin; puis eau, alcool absolu, girofle, toluène, baume.

pénétré le tissu germinatif, sont beaucoup plus longues à se différencier que les stades jeunes; il faudra donc pousser plus ou moins loin l'action finale de l'alun ferrique, suivant qu'on veut obtenir un bon résultat pour les uns ou les autres. D'une manière générale et aux divers stades, les noyaux des Actinomyxidies montrent un beau réticulum chromatique et un karyosome assez volumineux. La décoloration du réseau chromatique va très vite, de sorte que, suivant les préparations, on l'observera plus ou moins bien.

Pour faire les frottis humides sur convre-objet, il est bon de recouvrir celui-ci préalablement d'une légère couche d'albunine glycinée de MAYER, afin de bien assurer l'adhérence des Actinomyxidies, lors de la fixation. La coloration des frottis nous a paru, d'une manière générale, plus difficile à réussir que celle des coupes. Mais, même avec une coloration imparfaite, les frottis rendent de grands services, parce qu'ils montrent une vue d'ensemble de tout le contenu de l'enveloppe du parasite aux divers stades, tandis que ce contenu est en général réparti sur deux ou trois coupes<sup>1)</sup> et par suite plus difficile à dénombrer. Nous avons pour cette raison reproduit, dans la planche, un assez grand nombre de figures tirées de frottis, parce qu'elles fournissent des images décisives.

D'une manière générale, sur les coupes, par suite des diverses manipulations, les Actinomyxidies sont plus rétractées que dans les frottis.

Dans les unes et les autres, la paroi se montre très mince et les éléments intérieurs qui, *in vivo*, étaient pressés les uns contre les autres, sont plus ou moins écartés. Il semble que la paroi perde beaucoup d'eau dans la déshydratation.

#### b) Phases successives du développement.

Nous exposerons les faits en suivant le développement.

##### 1<sup>ère</sup> Phase. Jusqu'à la différenciation des deux cellules enveloppantes.

Nous n'avons pas observé les débuts de l'infection des Oligochètes par des Sphæractinomyxon. Des essais tentés en laissant dans un verre de montre, pendant plusieurs jours, des Clitellio arenarius reconnus indemnes par un examen microscopique préalable et des spores mûres du parasite n'ont pas donné de résultat. Il est extrêmement vraisemblable, à défaut d'une constatation précise, que l'infection de l'hôte se fait par la voie digestive.

<sup>1)</sup> Nos coupes ont été faites en général à 6  $\mu$ , 5 d'épaisseur.

Nous avons donc recherché le parasite dans l'épithélium intestinal où, suivant cette hypothèse, il doit passer tout d'abord. Dans l'un des *Clitellio areolaris* coupés, l'épithélium intestinal présentait un grand nombre d'inclusions intracellulaires, certainement parasitaires, ayant une forme plus ou moins allongée, et présentant un noyau unique parfaitement net. Nous avons représenté (fig. 9) un fragment de cet épithélium, avec deux parasites *p* et *p'*. Est-ce là une formation appartenant au cycle de *Sphaeractinomyxon*? Rien ne le prouve formellement. Nous sommes tentés de le croire cependant, parce que nous n'avons rencontré dans de nombreux vers examinés aucun autre parasite, en dehors des Actinomyxidies, qu'un Infusoire voisin des *Auoplophrya* et des *Discophrya*. Il est donc possible que les inclusions épithéliales en question nous montrent l'Actinomyxidie à l'état de sporozoïtes unicellulaires, franchissant l'épithélium intestinal.

C'est dans la cavité générale des Oligochètes que se rencontrent les premiers stades authentiques de *Sphaeractinomyxon*, sous forme de petits corps, de contour assez variable, circulaire ou elliptique, ou allongé et vermiforme et renfermant deux noyaux très nets avec nucléole central. Le protoplasme est finement granuleux sur les coupes ou les frottis et il n'y a pas de membrane différenciée. Nous avons représenté deux de ces corps (fig. 11). Leurs dimensions varient beaucoup. Dans les plus petits (5  $\mu$  environ), les deux noyaux sont intimement accolés, dans les plus gros (10  $\mu$  environ), ils sont, ou accolés, ou plus ou moins séparés l'un de l'autre. Nous avons signalé ces corps dans l'étude *in vivo* qui précède. Ils sont nombreux chez les Oligochètes infectés et n'existent pas chez les individus indemnes. On les rencontre dans toutes les parties du coelome, mais surtout entre les cellules du tissu chloragène qui entoure l'intestin.

On ne trouve que très rarement des corps ayant même aspect général, mais mononucléaires. Nous en avons rencontré cependant quelquefois et nous en figurons (fig. 10) deux qui étaient rapprochés l'un de l'autre comme le montre la figure.

La filiation de ces deux états (fig. 10 et fig. 11) n'est pas nettement établie. Les stades binucléés (fig. 11) résultent-ils de la fusion de deux éléments uninucléés (fig. 10), ceux-ci étant les éléments que nous avons signalés dans l'épithélium intestinal parvenus dans le coelome, et qui s'y conjugueraient immédiatement? Ou bien la fig. 10 correspond-elle à la fusion après croissance, des deux noyaux d'un corps binucléé de petite taille (fig. 11a), comme l'indiquerait peut-

être la taille assez considérable de ces éléments? Après cette fusion le noyau unique se diviserait-il pour donner les formes binucléées de grande taille, où les noyaux sont plus ou moins écartés (fig. 11 b)? Il y a là évidemment un point très important pour la compréhension du cycle évolutif du l'Actinomyxidie et que nous n'avons pas pu résoudre. Nous notons seulement la rareté des stades uninucléés, et la grande variabilité de leur taille, ainsi que celle des stades binucléés qui sont extrêmement nombreux. Nous reviendrons sur cette difficulté en essayant de reconstituer le cycle évolutif du parasite.

Du stade binucléé, on passe à un autre, comprenant quatre cellules bien différenciées. Ce nouveau stade est fréquent, mais sa formation aux dépens du précédent est très difficile à constater. La fig. 12 représente un des rares documents que nous ayons à cet égard. Elle montre évidemment une phase avancée d'une double division karyokinétique, subie par les deux noyaux de la fig. 11 b. Les fuseaux sont parallèles et la chromatine est déjà condensée aux deux pôles. Remarquons dès à présent que, dans les karyokinèses successives du développement, c'est-là l'aspect le plus commun; les masses chromatiques, que l'on trouve aux deux pôles, sont trop considérables pour n'être que des centrosomes. Dans le cas présent, il y a deux fuseaux nettement distincts et quatre pôles; on ne peut donc y voir la division d'un seul noyau.

Le résultat de cette division est un état à quatre cellules (fig. 13); deux d'entre elles forment enveloppe, les deux autres sont internes. Nous avons trouvé divers stades indiquant que les deux noyaux des cellules pariétales, d'abord voisins, s'écartent graduellement pour être diamétralement opposés comme dans la fig. 13. Nous ne les avons pas reproduits, faute de place. On peut en inférer que les deux cellules pariétales proviennent de deux noyaux qui se sont reconstitués à un même pôle de la fig. 12; les deux cellules internes dériveraient de l'autre pôle. Cela indique aussi que de chacun des deux noyaux de la fig. 11 b, dérivent une cellule pariétale et une cellule interne.

Le stade fig. 13 se rencontre souvent. Les cellules pariétales qui viennent de se différencier constitueront l'enveloppe du parasite pendant tout le reste du développement, sans se diviser désormais. Nous avons dit que leur aspect *in vivo* nous les faisait considérer comme jouant un rôle trophique et non pas comme une simple paroi kystale.



2<sup>e</sup> Phase. Multiplication (jusqu'à 16) des cellules internes.

A partir de ce moment, on suit aisément le développement du parasite. Sa paroi générale reste bicellulaire et se distend progressivement. Nous n'y reviendrons plus.

Des deux cellules internes de la fig. 13, il semble bien que l'une  $\alpha$  se divise toujours avant l'autre  $\beta$ ; nous avons rencontré en effet, un certain nombre de fois, un stade à trois cellules internes, tel que la fig. 14, l'une étant grande, les deux autres petites et résultant sans aucun doute de la division d'une des cellules internes du stade précédent. Nous avons d'ailleurs une fois, observé l'une ( $\beta$ ) des deux cellules du stade fig. 13 au repos, l'autre ( $\alpha$ ) en karyokinèse. Ces cellules doivent donc se noter  $\beta, \alpha_1, \alpha_2$ . Puis la seconde cellule  $\beta$  de la fig. 13, devenue la grosse cellule de la fig. 14, s'étant divisée à son tour, on a quatre cellules internes sensiblement égales,  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$  (fig. 15). *In vivo*, ces quatre cellules sont fortement serrées l'une contre l'autre et contre l'enveloppe.

La fig. 16 nous montre deux des quatre cellules de la fig. 15 au repos et les deux autres en karyokinèse, la chromatine étant déjà aux deux pôles pour reconstituer les noyaux des cellules filles. Il semble raisonnable d'admettre que les deux cellules au repos, à ce moment, sont les filles  $\beta_1$  et  $\beta_2$  de la grosse cellule  $\beta$  de la fig. 14.

La karyokinèse de la fig. 16 étant achevée, nous avons (fig. 17) six cellules internes, dont deux plus grosses et quatre petites ( $\beta_1, \beta_2, \alpha_{11}, \alpha_{12}, \alpha_{21}, \alpha_{22}$ ).

Les deux grosses vont d'abord rester au repos, tandis que les quatre petites se diviseront immédiatement; c'est ce que l'on voit dans la fig. 18 dont nous avons eu plusieurs exemples. Après cette division nouvelle, nous trouvons dix cellules dans l'enveloppe: deux grosses (celles,  $\beta_1$  et  $\beta_2$ , des fig. 17 et 18 qui n'ont pas changé) et huit petites  $\alpha_{111}, \alpha_{112}, \alpha_{121}, \alpha_{122}, \alpha_{211}, \alpha_{212}, \alpha_{221}, \alpha_{222}$  (fig. 19). Ce stade est extrêmement fréquent, ce qui indique qu'il doit durer plus longtemps que les autres. La fig. 8 le représente *in vivo*, et montre que, comme pour les précédents, les divers éléments sont pressés l'un contre l'autre et contre l'enveloppe.

Les cellules  $\beta_1$  et  $\beta_2$  qui étaient restées inertes pendant les dernières phases vont maintenant se diviser à leur tour et assez rapidement, car les stades successifs sont beaucoup plus difficiles à trouver que la stade 10 (fig. 18) qui est le plus commun *in vivo*, sur les frottis et dans les coupes.

La fig. 22, qui provient d'un frottis, nous montre encore 10 éléments, mais dont deux, plus gros, sont les cellules  $\beta_1$  et  $\beta_2$  à la fin d'une division karyokinétique. Chacune est déjà divisée en deux éléments ( $\beta_{11}-\beta_{12}$  et  $\beta_{21}-\beta_{22}$ ) qui ne sont plus rattachés que par un petit pont protoplasmique, correspondant au fuseau de la figure mitotique; la chromatine des noyaux des nouveaux éléments est, ainsi que nous l'avons fait remarquer déjà dans d'autres stades, rejetée aux deux pôles de la mitose, où se reconstituent les nouveaux noyaux. En somme, cette figure est déjà un stade à 12 cellules internes qui doivent être notées, sans aucun doute,  $\alpha_{111}$ ,  $\alpha_{112}$ ,  $\alpha_{121}$ ,  $\alpha_{122}$ ,  $\alpha_{211}$ ,  $\alpha_{212}$ ,  $\alpha_{221}$ ,  $\alpha_{222}$ ,  $\beta_{11}$ ,  $\beta_{12}$ ,  $\beta_{21}$ ,  $\beta_{22}$ .

Les quatre derniers éléments se divisent de nouveau chacun en deux, ce qui donne finalement 16 cellules internes  $\alpha_{111}$  etc. . . . .  $\alpha_{222}$ ,  $\beta_{111}$ ,  $\beta_{112}$ ,  $\beta_{121}$ ,  $\beta_{122}$ ,  $\beta_{211}$ ,  $\beta_{212}$ ,  $\beta_{221}$ ,  $\beta_{222}$ . Ce stade est représenté dans la fig. 24, qui provient elle aussi d'un frottis, de sorte qu'il ne peut y avoir doute sur le nombre total des éléments.

Il serait évidemment intéressant de faire une étude cytologique précise de tous les stades précédents. La coloration à l'hématoxyline ferrique, après fixation au liquide de BOVIN, donne de très beaux réseaux chromatiques, mais de très légères différences dans l'action finale de l'alun de fer effacent plus ou moins ce réseau. La fig. 21 montre une des deux cellules  $\beta$  du stade 10 bien colorée. Dans le protoplasme, on notera une figure en haltère qui est probablement le centrosome déjà divisé en deux. Dans les 8 petites cellules, on notait aussi un centrosome.

La décoloration par l'alun de fer des cellules  $\alpha$  et  $\beta$  dans les stades fig. 15—29 se fait toujours d'une façon assez particulière. Si on l'arrête avant que le cytoplasme soit entièrement décoloré, il persiste dans chaque cellule un arc de cercle noir, où l'on peut différencier, en prolongeant un peu plus l'action de l'alun, deux extrémités plus renflées et plus chromatiques. C'est-ce que montre la fig. 20.

Dans les divisions des cellules  $\beta$  (stades fig. 21—24), il se fait des expulsions chromatiques; la fig. 23 (une karyokinèse d'une cellule  $\beta$  à cette phase) nous en offre un exemple. Les granules chromatiques expulsés à ce moment, et sans doute aussi à des stades ultérieurs, restent visibles pendant très longtemps, à l'intérieur de l'enveloppe du parasite (v. notamment fig. 24 a et 40).

Les fig. 22 et 24 (stades à 12 et 16 cellules internes) sont empruntées à des frottis où la décoloration était un peu trop avancée; on ne peut donc y juger avec précision de la structure nucléaire. Nous y avons joint la fig. 24 a qui provient de coupes et représente

une partie d'un stade à 16 cellules; 12 de celles-ci sont dans la coupe, les quatre autres dans la coupe voisine. On y notera la présence de granules chromatiques expulsés et le fait que tous les noyaux ne sont pas semblables.

### 3<sup>e</sup> Phase. Conjugaison anisogamique des 16 cellules internes, deux à deux.

Les 16 cellules du stade fig. 24 vont maintenant se conjuguer deux à deux, comme nous l'avons signalé dans une note préliminaire (1905). La fig. 25, empruntée à un frottis, et contenant par suite d'une façon certaine, la totalité de la jeune Actinomyxidie, montre nettement le début de ce processus. Les 16 cellules y sont groupées en huit couples bien délimités. Dans chacun de ceux-ci, les deux éléments sont encore bien distincts et séparés par une cloison. La décoloration, dans ce cas, ayant été poussée un peu trop loin, on ne peut analyser d'une manière précise la structure des noyaux, mais on constate cependant sans ambiguïté que, dans chaque couple, ils sont de taille inégale. Nous avons d'autre part rencontré, dans des coupes bien colorées, un stade qui paraît identique à la fig. 25 et que nous avons partiellement reproduit dans la fig. 26. Dans chacun des trois couples figurés, on distingue une cellule à noyau petit, et une autre à noyau plus gros, offrant à sa périphérie un certain nombre de masses chromatiques bien individualisées.

Les deux gamètes qui s'accolent ne sont donc pas identiques. Il y a une légère anisogamie qui s'exprime par la différence d'aspect des noyaux. Or, au stade 16, nous avons signalé plus haut l'inégalité des divers noyaux (v. fig. 24a). Sans que en nous ayons de preuve formelle, il n'est pas téméraire de penser que chacun des huit couples de la fig. 25 se compose d'une cellule  $\alpha$  et d'une cellule  $\beta$ ; de ce que nous avons dit, résulte aussi que les cellules  $\beta$ , tout au moins, ont subi une épuración nucléaire, traduite par des rejets de chromatine, et là est peut-être l'origine de l'inégalité des noyaux. En se reportant à ce qui précède, on conclut que l'anisogamie, faiblement marquée, en somme, au moment de la conjugaison, était beaucoup plus fortement annoncée dans les stades préparatoires. Comme l'expriment les notations qui résument la description, la trace de la sexualité des gamétocytes peut-être suivie jusqu'au stade à deux cellules internes  $\alpha$  et  $\beta$  et même, par l'interprétation que nous avons donnée de la fig. 12, jusqu'au stade binucléé de la fig. 11b.

Les gamètes accolés dans les fig. 25 et 26 ne tardent pas à se fusionner intimement. La cloison de séparation disparaît et les

deux noyaux encore inégaux marchent l'un vers l'autre, ainsi qu'on le voit pour une copula, dans la fig. 27. Puis ils s'égalisent et s'accollent intimement (fig. 28). Ils sont alors volumineux, ont un réseau de chromatine abondant, mais fin, une membrane très fine. Il nous a semblé que le karyosome était plus accentué dans l'un que dans l'autre, exprimant ainsi une dernière fois l'anisogamie. Le stade de la fig. 28 est celui que l'on trouve le plus facilement et qui doit par suite avoir la plus longue durée. La fig. 29 le montre encore partiellement (3 des copulas sont dans la coupe voisine) et indique que, dans les divers couples d'une même Actinomyxidie, il y a un synchronisme rigoureux.

Qu'advient-il ensuite des deux noyaux ainsi intimement accolés? Nous aurions voulu suivre leurs transformations avec précision. Malheureusement les stades suivants sont extrêmement difficiles à rencontrer. La fig. 30 nous en paraît être un exemple. Elle montre cinq éléments dont les dimensions répondent absolument aux copulas authentiques de la fig. 29. Dans quatre d'entre eux, la chromatine est en grains compacts sans enveloppe nucléaire; dans le cinquième on distingue plus ou moins cette enveloppe. Cette figure est empruntée à une série de coupes et la coupe voisine de celle où elle se trouve a été perdue. Elle renfermait sans doute le reste du parasite et on aurait pu vérifier, très probablement, l'existence de trois autres éléments analogues. Mais même en l'état incomplet du document, il ne peut guère s'interpréter qu'à cette place dans le cycle de l'Actinomyxidie, à cause des dimensions des éléments et de leur nombre. Nous estimons donc que les noyaux, après être venus dans chaque copula, à un contact intime, se résolvent en une figure karyokinétique, ce processus étant ou non précédé d'une fusion véritablement complète. Des observations ultérieures devront être dirigées particulièrement vers ce point important et difficile à élucider.

#### 4<sup>e</sup> Phase. Évolution des copulas. Différenciation des enveloppes sporales et du tissu germinal.

Dans toute cette nouvelle période, l'enveloppe de l'Actinomyxidie ne renferme plus que huit masses comme le montrent clairement les frottis et en particulier la fig. 31 qui leur est empruntée. Chacune de ces masses est plurinucléée et même pluricellulaire. Nous avons pu suivre assez complètement cette partie de l'évolution du parasite, quoique certains détails aient encore besoin d'être précisés.

Le stade le plus précoce que nous ayons aperçu est figuré partiellement dans la fig. 32. Trois des huit masses internes sont

dessinées, et chacune d'elles présente trois noyaux, dont l'un sensiblement plus gros. Dans l'une des trois masses, la chromatine de l'un des noyaux est condensée, probablement parce qu'il va se produire une karyokinèse. Dans la fig. 33, chacune des masses renferme quatre noyaux, dont un encore est plus gros. L'une d'entre elles montre la karyokinèse qui fait passer du stade précédent au stade actuel.

On trouve ensuite des stades où chaque masse renferme 5 noyaux dont quatre plus petits. C'est le cas de la fig. 35, où même se prépare peut-être une karyokinèse nouvelle. Les fig. 36 et 37 montrent les petits noyaux dans chaque masse au nombre de six et même de 7. Le noyau qui, dès le début, était plus gros a atteint de grandes dimensions dans la fig. 37.

Dans toute la série des stades précédents, il semble donc bien que, dès le début, l'un des noyaux soit différencié et se distingue par sa taille et la richesse plus grande de son réseau chromatique.

En réalité, les noyaux ne sont pas plongés dans une masse indivise de protoplasme, mais dans des cellules distinctes. Le protoplasme de ces cellules se présente fréquemment, au moins après les fixateurs, condensé en boules sphériques assez chromophiles. C'est ce que l'on voit, en particulier, dans la fig. 31 (où chaque masse renferme quatre petits noyaux et un gros).

La fig. 37 nous a laissé quelques doutes sur le nombre des noyaux. A une observation attentive nous en avons cru distinguer 7 petits. Il ne serait pas impossible cependant qu'il n'y en eût que six seulement, chiffre que la suite du développement rend plus vraisemblable. Nous avons reproduit ce dessin, malgré cette incertitude, à cause de la grande taille du gros noyau; nous ne l'avons jamais retrouvé aussi volumineux.

Toute cette période s'accomplit assez rapidement et ce n'est que dans certaines préparations qu'on la trouve. Il est assez difficile de réunir tous les stades, et il reste évidemment dans nos observations une petite lacune à la base. Il y a synchronisme rigoureux des huit masses renfermées dans une même enveloppe.

Quand les petits noyaux sont arrivés au nombre de 6 (ou 7?), le gros noyau se divise à son tour et immédiatement chaque masse se subdivise en deux parties: l'une composée de six cellules formera une enveloppe sporale; l'autre plurinucléaire formera le tissu germinal de cette spore. Mais l'évolution de ces deux parties se fera pendant longtemps isolément. Il est évident que le tissu germinal provient de la cellule à gros noyau que nous venons de suivre pendant tous les stades précédents.

### 5<sup>e</sup> Phase. Évolution indépendante des enveloppes sporales et du tissu germinal.

Chaque Actinomyxidie présente de nouveau désormais dans son enveloppe 16 corps indépendants: au centre et symétriquement disposés, huit masses de 6 cellules chacune, qui sont les enveloppes sporales; à la périphérie les huit masses germinales. C'est ce que montrent les coupes et les frottis. Un dessin d'ensemble en est naturellement très difficile, à cause de la superposition des plans. Mais les fig. partielles 38, 40, 41, 44 en rendent compte. Cette phase, où les masses germinales sont extérieures aux spores qui les contiendront finalement, dure assez longtemps et présente de nombreux stades qu'on trouve dans presque tous les Oligochètes infectés. Nous n'en avons représenté que quelques uns qui suffisent à l'intelligence des processus.

Voyons d'abord l'histoire des enveloppes sporales. Les six cellules qui composent chacune d'elles dès l'origine, se différencient presque immédiatement et, comme le montre la fig. 39, trois se disposent périphériquement; elles formeront l'enveloppe proprement-dite de la spore; les trois autres se placent au centre des précédentes; elles produiront les trois capsules polaires. Cette figure, dessinée d'après une spore qui se présentait bien de face, montre dès lors la symétrie ternaire de la spore parfaitement exprimée; on remarquera que les cellules d'enveloppe alternent régulièrement autour de l'axe de symétrie avec les cellules polaires. Dans la suite du développement, les cellules d'enveloppe subissent un accroissement considérable, dont la fig. 42 montre une étape. La spore y est vue par le pôle où sont les capsules. On remarque sur cet hémisphère supérieur trois lignes à 120° convergentes (celles que nous avons signalées dans la description de la spore mûre *in vivo*); ce sont les cloisons de séparation des cellules. Les trois cellules des capsules polaires sont, pour ainsi dire, à cheval sur ces lignes et sur chacune de celles-ci on distingue, dès à présent, non loin du pôle, un petit pore, l'orifice par où sortira le filament spiral (v. également fig. 46). Sur l'hémisphère opposé, on ne distingue pour le moment que trois fines lignes de suture convergeant au pôle (fig. 42). Plus tard (fig. 47) ces trois lignes se sont renforcées et viennent se terminer par un renflement à un petit cercle qui occupe le pôle lui-même. Nous pensons que ce cercle est un orifice par où le tissu germinal pénétrera dans la spore. Entre ces trois lignes de suture, qui ne dépassent pas l'équateur et sont dans des méridiens bissecteurs de ceux des lignes de l'hémisphère supérieur, on en distingue trois autres plus fines, bissectrices des

premières. On ne retrouve plus, vers la fin, le gros noyau de chacune des trois cellules d'enveloppe, si net précédemment (v. encore fig. 44), mais deux petits grains chromatiques séparés par une cloison, dans chacun des trois secteurs. Il nous semble donc qu'à ce moment, il y ait eu une division des cellules d'enveloppe en deux, ce qui en donnerait 6. Peut-être aussi alors ces cellules d'enveloppe n'ont-elles plus guère d'activité vitale.

Passons à l'évolution du tissu germinal. Nous avons vu l'origine de ce tissu dans la cellule à gros noyau des divers stades de la quatrième phase. Il s'isole des enveloppes sporales, au moment même où cette cellule commence à se multiplier. Cette multiplication se fait au début très rapidement et nous n'avons pas pu en saisir les premières phases. Après le stade fig. 37, nous avons trouvé des états, tels que la fig. 38, où les huit masses germinales renfermaient au moins quatre noyaux. Elles sont de forme lenticulaire. Dans ce stade (ce que la figure ne montre pas suffisamment) et dans les suivants, on remarquera que les noyaux placés au centre de chaque masse germinale sont nettement plus gros que ceux des bords. Les fig. 40 et 41 représentent des états plus avancés des masses germinales. Dans la fig. 40, on remarquera, entre elles et les enveloppes sporales, des granules chromatiques qui ont été rejetés, soit pendant la 2<sup>e</sup> phase (v. p. 286), soit peut-être aussi ultérieurement et encore actuellement. La multiplication des noyaux dans les masses germinales se fait activement, ces noyaux devenant de plus en plus petits et présentant toujours un petit karyosome central; leur prolifération se fait par karyokinèse. Au centre, persistent des noyaux plus gros (v. fig. 43) qui ont peut-être un rôle trophique pour l'ensemble de chaque masse, laquelle ne paraît pas divisée en cellules, mais bien avoir une structure plasmodiale; peut-être aussi fournissent-ils, par des divisions qui se produisent à intervalles, de nouvelles poussées de petits noyaux. Dans les stades avancés, les gros noyaux tantôt ont complètement disparu, tantôt il en persiste jusqu'à la fin, alors que les sporozoïtes se différencient (fig. 48). Il ne paraît y avoir à cet égard aucune règle formelle. Les figures montrent en tout cas quelle énorme prolifération nucléaire se produit, et combien l'Actinomyxidie pourra finalement produire de germes.

#### 6<sup>e</sup> Phase. Pénétration des masses germinales dans les spores. Spores adultes et sporozoïtes.

Toute la prolifération du tissu germinal s'est effectuée contre l'enveloppe de l'Actinomyxidie et hors des spores. Nous avons déjà

dit (v. p. 280) qu'il était fort vraisemblable que l'enveloppe jouait un rôle trophique et que le tissu germinal, en lui étant accolé, se trouvait ainsi dans des conditions favorables à une nutrition osmotique active. Il nous paraît y avoir là la raison d'être de ce curieux mécanisme, tout-à-fait exceptionnel. Une fois achevée la multiplication des noyaux germinatifs, chaque masse pénètre dans la spore qui lui correspond. Ceci doit s'accomplir très rapidement, car nous n'avons pas rencontré de cas où l'opération fût en cours. Nous ne pouvons donc que faire des hypothèses sur la façon dont elle s'accomplit. Nous croyons que la pénétration a lieu par l'orifice circulaire qui occupe le pôle de chaque spore opposé aux capsules polaires. On rencontre parfois des Actinomyxidies dans lesquelles plusieurs des huit spores sont déjà pleines, les autres étant encore vides; mais en général toutes les huit doivent se remplir quasi-simultanément.

La fig. 45 montre à un grossissement plus faible les huit spores pleines colorées. La coloration de ces stades n'est pas sans quelque difficulté. Tout au moins faut-il, pour obtenir des images nettes, pousser très longtemps la différenciation, de sorte qu'alors les stades jeunes de la préparation sont entièrement décolorés. Souvent aussi, les noyaux des cellules d'enveloppe des spores et des capsules polaires ne sont plus visibles. Les fig. 46 et 48, qui ont été dessinées au même grossissement montrent combien la taille des spores peut varier. Il est vrai de dire que la spore de la fig. 46, dessinée d'après un frottis, est notablement moins rétractée; mais même, *in vivo*, nous avons constaté, par des mesures directes, des variations assez considérables dans les dimensions des spores.

Le plus souvent le tissu germinal, devenu intrasporal, ne montre pas de modifications. C'est une masse plasmodique (fig. 46), avec de très nombreux petits noyaux sphériques. Cependant, dans quelques cas, nous croyons avoir vu la résolution de ces masses en sporozoïtes uninucléés. En effet, au lieu de noyaux sphériques directement situés dans une masse générale indivise, on voit des petits corps allongés, renfermant chacun une petite masse chromatique et tous d'ailleurs plongés dans la masse commune. C'est ce que montre la fig. 48 et on a représenté à un plus fort grossissement l'un des corpuscules (fig. 49) que nous interprétons comme un sporozoïte. Dans les autres Actinomyxidies, l'individualisation des sporozoïtes n'a été nettement vue jusqu'ici que chez les *Triactinomyxon* par Léger (1904).



#### 4. Cycle évolutif de *Spharactinomyxon stolci*.

La description successive des différentes phases du développement, dans les pages précédentes, nous permet d'être brefs; nous voulons surtout ici mentionner les lacunes qui subsistent dans l'histoire du parasite. Ces lacunes concernent surtout le mode d'infestation de l'hôte, et la propagation du parasite à son intérieur.

Les Oligochètes que nous avons conservés étaient, surtout après quelques jours, dans un état vraiment pathologique; l'épithélium intestinal, les muscles pariétaux en particulier, étaient atteints. Mais cela peut tenir à la captivité. D'autre part nous n'avons pas constaté dans ces cas, au moins dans les six à sept jours que duraient nos observations, de progrès dans l'infection, ni d'évolution générale des stades jeunes en spores. Cela tient sans doute aux conditions défectueuses où étaient les vers et elles retentissent immédiatement sur l'activité vitale du parasite.

Nous n'avons rien observé qui indique l'ouverture des spores dans le coelome même de l'hôte, et nous inclinons à croire qu'elle ne s'y produit pas (l'ouverture se fait dans le tube digestif, chez les Actinomyxidies étudiées par LÉGER). Ces spores doivent être rejetées dans le milieu extérieur, probablement par la mort de l'hôte ou par les ruptures de sa paroi extérieure ou intestinale, à des stades avancés de l'infection. Comme les Oligochètes considérés vivent sous les pierres d'une façon grégaire, ils doivent s'infecter en absorbant des spores ainsi évacuées. On peut concevoir qu'ils ingèrent une spore ou un paquet de huit. Si, comme il est vraisemblable, ces spores éclatent dans le tube digestif, il y aura, dans le premier et surtout dans le second cas, un grand nombre de germes mis en liberté. Un même animal peut probablement s'infecter plusieurs fois, ou, en une fois, englober plus de huit spores. Mais, en principe, l'ingestion d'une seule spore doit suffire à provoquer les infections intenses que nous observons ordinairement. Il doit donc y avoir, selon toute vraisemblance, une pullulation endogène du parasite, une schizogonie, aboutissant à la constitution des éléments binucléés que nous trouvons en grand nombre et qui sont nettement le point de départ de chaque individu composé de huit spores; tous les phénomènes qui suivent et que nous avons retracés en détail forment la sporogonie. Sur la schizogonie, nous n'avons que très peu de données; elles se réduisent à la constatation de stades intracellulaires d'ailleurs hypothétiques. Le parasite doit, en tout cas, quitter assez

rapidement l'épithélium intestinal. Nous n'insistons pas davantage sur cette question que nous avons voulu simplement poser.

Il en est une seconde non moins importante et qui lui est liée. Comment faut-il interpréter les phases successives de la sporogonie? Cela dépend de la nature du stade binucléé initial, et nous n'avons pas pu arriver à une certitude à son égard. Voyons donc les principales hypothèses possibles. Elles se réduisent aux suivantes.

1<sup>o</sup> Le stade binucléé (fig. 11 a) provient directement d'un élément uninucléé par division du noyau.

2<sup>o</sup> Il provient de la fusion de deux sporozoïtes uninucléés distincts.

Dans chacun des deux cas, restent pour l'évolution ultérieure, deux possibilités, entre lesquelles nous n'avons pas pu décider fermement :

a) les éléments binucléés (fig. 11 a) s'accroissent simplement, puis deviennent les stades à 4 cellules (fig. 13);

b) les deux noyaux du stade fig. 11 a se fusionnent; il se forme un gros élément tel que celui de la fig. 10, qui par division ultérieure donne les stades fig. 11 b, 12 et 13.

Nous penchons d'ailleurs pour l'hypothèse a.

Appelons 1a, 1b, 2a, 2b ces quatre combinaisons.

Dans l'hypothèse 1a, il n'y a au début de la sporogonie aucune conjugaison. Mais la fusion des deux gamètes, à la 3<sup>e</sup> phase de notre description, se rattacherait à l'autogamie.

Dans l'hypothèse 1b, il y aurait, dès le début (fig. 10), une première autogamie, puis une seconde, à la phase 3.

Dans l'hypothèse 2a, nous aurions, au début, une plastogamie, puis la copulation des gamètes, à la phase 3, serait une véritable conjugaison sexuelle, entre éléments d'origine différente.

Dans l'hypothèse 2b, il y aurait, au début, une véritable conjugaison, entre éléments d'origine différente et, à la phase 3, un phénomène d'autogamie.

Pour résoudre ces diverses alternatives, il faudrait un supplément de recherches. Nous verrons plus loin ce que LÉGER croit probable chez *Triactinomyxon*.

Quoiqu'il en soit, dans la sporogonie, la formation des spores et du tissu germinatif a pour base un phénomène de conjugaison, autogamique ou proprement-dite.

Au point de vue de la morphologie générale, pendant toute la sporogonie, l'appareil végétatif de *Sphaeractinomyxon* doit être considéré comme se réduisant aux deux cellules pariétales. C'est le soma, tout le reste étant le germen.

### III. Comparaison avec les autres Actinomyxidies.

#### 1. Morphologie générale du groupe.

Nous pouvons brièvement comparer les données précédentes, relatives à *Sphæractinomyxon*, à ce que l'on sait des autres Actinomyxidies et en inférer le degré probable de généralité des phénomènes que nous avons nous-mêmes constatés.

#### A. Morphologie de l'adulte.

Les recherches de STOLC comme celles de LÉGER montrent la parfaite homogénéité du groupe. Partout, même morphologie fondamentale des spores (symétrie ternaire, cellules d'enveloppe, capsules polaires). Les différences sont d'ordre purement générique. Même groupement des spores par huit, dans une enveloppe commune.

#### B. Développement.

Sur ce point, nous n'avons que les notes de LÉGER (1904 b et c) sur *Triactinomyxon*; il y a concordance très complète avec *Sphæractinomyxon*. Même mode de formation de l'enveloppe et des cellules internes. Même stade à 10 cellules internes. LÉGER a même vu les 2 grosses cellules ( $\beta_1$  et  $\beta_2$  de notre description) se diviser en 8. Il n'a pas vu la conjugaison qui lui succède et qui nous avait d'ailleurs également échappé tout d'abord. Mais l'identité de tous les stades qui précèdent autorise à conclure qu'elle se poursuit dans les stades suivants. Il résulte aussi de la note de LÉGER que le tissu germinal évolue hors des enveloppes sporales. Nous pensons donc légitime d'admettre que toute la série des phénomènes sporogoniques, que nous avons vus chez *Sphæractinomyxon*, est générale chez les Actinomyxidies. Les différences spécifiques se manifestent dans l'état final du tissu germinal et la forme des enveloppes sporales. Chez *Triactinomyxon ignotum*, les observations de LÉGER montrent avec toute netteté 8 sporozoïtes bien individualisés et deux noyaux résiduels. Chez un autre *Triactinomyxon*, vivant dans le même hôte, il y aurait 32 sporozoïtes (LÉGER 1904 c). Dans les deux autres genres, STOLC n'a pas vu les masses germinales s'individualiser en sporozoïtes; dans *Hexactinomyxon*, il y a un nombre relativement considérable de noyaux assez volumineux; dans *Synactinomyxon*, ces noyaux sont petits et peut-être nombreux. Quant aux enveloppes sporales, les différences portent sur la forme qu'affectent finalement les trois cellules pariétales, avec ou sans prolongements aliformes.

### C. Cycle évolutif.

Relativement aux problèmes que nous avons laissés pendants dans le cycle évolutif, les recherches de LÉGER sur *Triactinomyxon* renferment quelques données que nous allons résumer. LÉGER pense que les spores tombant dans l'intestin peuvent s'y ouvrir et que les sporozoïtes s'échappant propageraient l'infection, dont l'intensité s'expliquerait par là même. D'autre part, LÉGER, sans être affirmatif sur ce point, tendrait à croire que les stades binucléés résulteraient de la fusion de deux sporozoïtes, ou tout au moins de deux éléments dérivés des sporozoïtes; puis, que les deux noyaux se fusionneraient à leur tour en un seul; l'élément uninucléé ainsi constitué serait le point de départ du développement sporogonique. C'est-à-dire qu'il admettrait comme probable notre hypothèse 2b (v. p. 294).

Ces quelques considérations suffisent à montrer le point où en est la question. Des observations suivies, sur les formes d'eau douce connues ou sur un nouveau type, seront peut-être plus favorables.

On remarquera la haute différenciation de toute la sporogonie et on sera frappé de la régularité avec laquelle fonctionne, en quelque sorte, ce mécanisme compliqué.

### D. Habitat.

Sauf *Sphæractinomyxon* qui est marin et céolomique, les autres *Actinomyxidies* connues sont parasites d'Oligochètes d'eau douce et dans l'épithélium intestinal. Ces dernières paraissent être expulsées par l'anus, d'après STOLC, et ce serait au contact de l'eau que se ferait la turgescence des cellules enveloppantes des spores. Celles-ci, d'après STOLC, se conservent intactes dans l'eau.

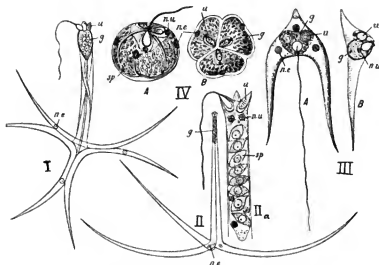
Tous les hôtes des *Actinomyxidies* connues sont des *Tubificidæ*.

## 2. Systématique.

On peut caractériser, de la manière suivante, le groupe entier et les diverses espèces:

### *Actinomyxidies.*

Sporozoaires se composant à l'état adulte d'une enveloppe générale bicellulaire et de huit spores à symétrie ternaire, à paroi pluricellulaire et à trois capsules polaires avec filament spiral. Tissu germinal se développant hors des spores, y pénétrant à maturité, formant une masse plasmodiale multinucléée ou un certain nombre de sporozoïtes uninucléés.



Figures demi-schématiques des spores des diverses Actinomyxidiées.

I. *Hexactinomyxon psammoryctis*, d'après Stolz; G = 450 D.

II. *Triactinomyxon ignotum*, d'après Stolz; G = 250 D.

IIa. Id. — partie germinale décomposée en sporozoïtes et capsules polaires; d'après Léger; G = 900 D.

III. *Synactinomyxon tubificis*, d'après Stolz; G = 900 D. A, spore vue par la face qui porte les capsules polaires. B, vue de profil.

IV. *Sphaeractinomyxon stolci*; G = 900 D. A, spore vue latéralement. B, vue par la face qui porte les capsules polaires (A montre seul des sporozoïtes isolés).

g masse germinale. sp sporozoïte. n.e noyau d'une cellule de l'enveloppe.

n.u noyau d'une cellule polaire. u capsule polaire (pour quelques-unes on a représenté le filament spiral dévaginé).

### 1° G. *Hexactinomyxon* Stolz 1899.

Stolz (1899).

Spores (fig. I) en forme d'ancre à six branches, avec trois cellules enveloppantes allongées, entrelacées dans leur portion moyenne et s'épanouissant à la base en six prolongements groupés deux par deux. Tissu germinal plasmodial, à noyaux assez gros et nombreux, accumulé à l'extrémité de la spore qui présente les capsules polaires.

1 espèce: *H. psammoryctis* Stolz 1899, dans l'épithélium intestinal de *Psammoryctes barbatus*. Ile de Stvanice, dans la Moldau, près de Prague.

2° G. *Triactinomyxon* STOLC 1899.

STOLC (1899).

LÉGER (1904 a, b, c).

Spores (fig. II) en forme d'ancre à trois branches, avec trois cellules enveloppantes allongées et prolongées chacune à leur base en un long appendice. Sporozoïtes bien individualisés, accumulés à l'extrémité de chaque spore voisine des capsules polaires.

2 espèces: 1 *T. ignotum* STOLC 1899. LÉGER 1904 b et c.

8 sporozoïtes (fig. IIa) dans chaque spore (LÉGER) — dans l'épithélium intestinal d'un Tubificide indéterminé, voisin de *Clitellio*, à l'île de Stvanice (STOLC) — dans l'épithélium intestinal de *Tubifex tubifex*<sup>1)</sup> MÜLL., en France (près Grenoble, LÉGER).

2 *Triactinomyxon* sp. LÉGER 1904 c.

32 sporozoïtes, en forme de navette aplatie, dans chaque spore, — dans l'épithélium intestinal de *Tubifex tubifex*, en France (près Grenoble, LÉGER).

3° G. *Synactinomyxon* STOLC 1899.

STOLC (1899).

Spores (fig. III) réunies les unes aux autres, dans l'enveloppe commune (ad STOLC), avec trois cellules enveloppantes, dont deux ont un long prolongement aliforme, la troisième formant seulement un prolongement conique court. Tissu germinal plasmodial à noyaux petits et nombreux (?).

1 espèce: *S. tubificis* STOLC (1899), dans l'épithélium intestinal de *Tubifex rivulorum* LAM. Ile de Stvanice.

4° G. *Sphaeractinomyxon* CAULL. et MESN. 1904.

CAULLERY et MESSIL (1904 a).

Spores (fig. IV) sphériques, sans prolongements aliformes, avec trois (et peut-être finalement six) cellules enveloppantes. Tissu germinal renfermant de nombreux noyaux, se subdivisant en autant de sporozoïtes uninucléés.

1 espèce: *Sphaeractinomyxon stolci* C. et M. 1904 a (1904 b, 1905), dans la cavité générale d'Oligochètes marins (*Clitellio arenarius* O. F. M., *Hemitubifex benedii* d'UDEK.).

Anse St Martin (près le cap de la Hague, Manche) — Royan (estuaire de la Gironde).

<sup>1)</sup> *Tubifex tubifex* MÜLL. = *T. rivulorum* LAM. (V. BEDDARD: Monogr. of the order Oligochete, p. 244).

#### IV. Affinités des Actinomyxidies.

Nous avons déjà, dans l'historique de ce mémoire, rappelé les opinions des divers auteurs qui se sont occupés des Actinomyxidies. Les affinités avec les Mésozoaires, en particulier avec les Dicyémides, suggérées par STOLC, n'ont été admises par personne. Nous les avons réfutées nous même (1904 b) avec assez de détails pour que nous croyions inutile de nous y appesantir de nouveau. Rappelons seulement que le développement (ignoré de STOLC) écarte toute assimilation des spores avec une planula, dont l'ectoderme serait l'enveloppe de ces spores et l'endoderme leur contenu.

Nous devons pourtant faire remarquer que le développement des Actinomyxidies révèle un état presque permanent de séparation d'un soma (constitué par les deux cellules de l'enveloppe générale) et d'un germe; il y a là une ressemblance, au moins superficielle, avec la constitution des animaux que l'on appelle Mésozoaires, ou, plus exactement, une complication de même ordre.

Mais ce n'est pas là chose inconnue chez les Protozoaires. Ainsi, pendant la phase reproductrice de certaines Grégarines, il y a nettement un germe et un soma.<sup>1)</sup> D'autre part, ce que nous trouvons chez les Actinomyxidies se rattache très intimement à ce qui existe chez les Myxosporidies dont, nous allons le montrer, elles constituent un rameau spécial, plus hautement organisé. Ce serait donc toutes les Myxosporidies, dont l'attribution aux Protozoaires serait discutable. Or, en cette matière, toute d'appréciation d'ailleurs, il nous paraît plus sage de voir, dans ce groupe, un type de Protozoaires qui a évolué, en se compliquant, vers un état multicellulaire, mais, selon toute vraisemblance, d'une façon complètement indépendante de la lignée qui a abouti aux Métazoaires. Nous comptons d'ailleurs revenir prochainement sur la question du passage des Protozoaires aux Métazoaires que nous avons déjà examinée, il y a quatre ans, dans notre mémoire sur les Orthonectides.<sup>2)</sup>

Tout le monde admet à l'heure actuelle, la parenté des Actinomyxidies et des Myxosporidies. STOLC avait noté les ressemblances évidentes des spores dans les deux groupes. Les divergences des auteurs ne portent que sur le degré de cette parenté. A cet égard, il est bon de définir l'extension qu'il faut donner au terme „Myxosporidies“. Il a été créé par BÜTSCHLI en 1881, puis adopté par

<sup>1)</sup> V. LÉGER, Arch. f. Protistenk. t. III, 1904.

<sup>2)</sup> CAULLERY et MERNIL, Arch. d'Anat. Microscopique t. IV, 1901.

BALBIANI en 1884, pour désigner les Psorospermies des Poissons, caractérisées d'après leurs spores, en 1841, par J. MÜLLER. Plus tard (1892—1894), THÉLOHAN et GURLEY ont étendu son acception, en y comprenant les Microsporidies de BALBIANI, ce qui a été accepté par la plupart des auteurs subséquents. Pour éviter toute confusion, il faudrait dire „Myxosporidies *s. str.*“, au sens de BÜTSCHLI et de BALBIANI, et „Myxosporidies *s. lato*“, au sens de THÉLOHAN et de GURLEY. Mais l'étude des Sarcosporidies, faite par l'un de nous avec LAVERAN,<sup>1)</sup> nous a convaincus de l'existence constante d'une capsule polaire avec filament spiral, dans les spores de ce groupe; le sens nouveau nous paraît donc critiquable.<sup>2)</sup> LÜCK<sup>3)</sup> comprend les Myxosporidies comme nous et estime qu'il y a inconvénient à modifier le sens primitif de ce mot.

MRÁZEK (1900) a considéré les Actinomyxidies comme des Myxosporidies *s. str.*, ressemblant aux Ceratomyxa, en raison des longs prolongements de l'enveloppe sporale. Au contraire, MINCHIN, LÉGER et nous-mêmes sommes d'accord pour les placer en dehors. Nous avons exprimé cette opinion d'une façon formelle (1904 b) en déclarant que nous les regardions comme un groupe spécial „équivalent aux Myxosporidies *s. str.*, aux Microsporidies et aux Sarcosporidies“, „avec faciès Myxosporidien“. „Les Actinomyxidies, dit LÉGER (1904 b) forment donc un groupe homogène, qui doit rentrer dans les Myxosporidies, *sensu lato*.“

Examinons, avec plus de détails, ces affinités. D'abord les Actinomyxidies ont bien les deux caractères communs à tous les Sporozoaires Endosporés (Néosporidies), c'est-à-dire: 1° que la croissance marche de pair avec l'augmentation du nombre des noyaux et que la différenciation des sporoblastes ne marque pas la fin de l'activité métabolique de l'organisme; 2° que la formation des spores est interne. Cette parenté, ainsi bien caractérisée, se précise vers le groupe Myxo-, Micro-, Sarco-, à l'exclusion des Haplosporidies, par l'existence de capsules polaires aux spores; le faciès myxosporidien est particulièrement marqué par le fait que les capsules polaires et même leur filament spiral sont visibles à l'état frais (caractère phanocyste de GURLEY, opposé à cryptocyste, cas des Micro- et Sarcosporidies).

Voyons maintenant les différences:

<sup>1)</sup> LAVERAN et MESNIL, C. R. Soc. Biol., t. LI, 1899.

<sup>2)</sup> V. MESNIL, in Cinquantenaire de la Société de Biologie. Livre jubilaire. Paris, MASSON, déc. 1899.

<sup>3)</sup> LÜCK, Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Jena, G. Fischer, 1900.



1° Dans les spores mûres. Celles des Actinomyxidies ont une symétrie ternaire, ce qui normalement n'est jamais le cas dans les trois autres groupes<sup>1)</sup> où la symétrie est binaire (un plan de symétrie, 2 ou 4 capsules polaires chez les Myxosporidies). Ces spores sont beaucoup plus compliquées comme enveloppe et comme contenu. Chez les Myxosporidies et, d'après STEMPELL<sup>2)</sup>, chez les Microsporidies, les capsules polaires appartiennent à des cellules spéciales, mais l'enveloppe est anhyste, alors que, chez les Actinomyxidies, elle est constituée par 3 et peut-être même quelquefois par 6 cellules. Le contenu de la spore, chez les Myxosporidies et les Microsporidies, est un germe unique avec deux noyaux. Chez les Actinomyxidies, il se décompose en un nombre de germes au moins de huit et pouvant être très considérable.

Les trois genres décrits par STOLC ont en commun avec *Ceratomyxa* que la partie germinale de la spore n'occupe qu'une faible portion de la cavité interne. En revanche chez *Sphaeractinomyxon*, comme chez les Myxosporidies en général, elle remplit à peu près entièrement cette cavité.

2° Dans le développement. Chez l'individu actinomyxidien, il n'y a jamais qu'un sporonte ou pansporoblaste. Ce cas n'est réalisé parmi les Myxosporidies que chez les Disporées (ex.: *Ceratomyxa* et *Leptotheca*, *Sphaerospora elegans* etc.), mais là, comme dans le reste du groupe, le sporonte ne donne naissance qu'à deux spores, au lieu de huit. Ce nombre 8 se rencontre chez les Microsporidies du genre *Thelohania*, dont l'individu entier se transforme en un sporonte, qui produit huit spores, entourées d'une membrane kystique. Peut-être même celle-ci est-elle binnclée comme chez les Actinomyxidies. HENNEGUY et THÉLOHAN<sup>3)</sup> décrivent et figurent deux „épaississements“ de la membrane de *T. giardi*, qui pourraient bien être des noyaux.<sup>4)</sup> Ch. PÉREZ<sup>5)</sup> parle aussi de „deux amas périphériques chromatiques“ chez *T. mænadis*. Nous nous bornons à ces rapprochements entre les Actinomyxidies et les Thelo-

<sup>1)</sup> Il est intéressant cependant de noter une anomalie fréquente chez les spores de *Ceratomyxa* (*C. sphaerulosa* et *C. truncata*), qu'a signalée THÉLOHAN (Recherches sur les Myxosporidies. Bull. Scient. France et Belgique t. XXVI, 1894, pl. VIII, fig. 52) et qui consiste en la présence de 3 valves et de 3 capsules polaires.

<sup>2)</sup> STEMPELL, Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat.), t. XVI, 1902 et Arch. f. Protistenk. t. IV, 1904.

<sup>3)</sup> Annales de Micrographie, 1892, p. 629 et pl. IV, fig. 19.

<sup>4)</sup> Voir également THÉLOHAN (l. c. 1894), pl. IX, fig. 124-125.

<sup>5)</sup> C. R. Soc. Biol., 23 juillet 1904, t. LVII, p. 214.

hania; ils ne sauraient, bien entendu, en raison des différences considérables dans la structure des spores, impliquer une parenté étroite entre ces organismes.

Les Myxosporidies disporées ont toujours un petit nombre de noyaux: deux seulement, avant toute différenciation du sporoblaste; après celle-ci, il ne doit pas persister plus de un ou deux noyaux végétatifs (le point n'est pas élucidé) qui jouent le même rôle trophique que les deux noyaux pariétaux des Actinomyxidies.<sup>1)</sup> Chez la majorité des Myxosporidies, il y a un grand nombre de ces noyaux végétatifs. Il y a donc même différenciation d'une partie trophique et d'une partie germinale que chez les Actinomyxidies, mais à un moindre degré de spécialisation.

La vie végétative pure n'existe pour ainsi dire pas chez les Actinomyxidies, contrairement à ce qui se présente chez les Myxosporidies. Le développement des spores, commencé très tôt, s'y passe avec des complications, inconnues chez ces dernières et dont les deux plus importantes sont: 1° les phénomènes de conjugaison anisogamique, terme d'une série de processus qui dénotent, dès le stade à 2 cellules internes, un dimorphisme sexuel des plus intéressants; 2° le développement, côte à côte, de l'enveloppe de la spore et de son contenu; ce dernier phénomène nous paraît même sans analogue jusqu'ici dans la biologie.

Existe-t-il, dans le développement des Sporozoaires Endosporés, des phénomènes de sexualité que l'on puisse mettre en parallèle avec ceux révélés par notre étude des Actinomyxidies? D'après DOFLEIN (l. c.), les stades trophiques des Myxosporidies les plus jeunes observées n'auraient qu'un noyau, alors que les germes amiboïdes contenus dans les spores en ont deux; et cet auteur pense que la différence est peut-être due à une karyogamie; elle serait préparée vraisemblablement, au cours de la sporulation, par une épuration nucléaire, dont la trace est dans les deux noyaux résiduels éliminés par chaque sporoute. Chez les Microsporidies, il y aurait, d'après les observations de STEMPFEL sur *Thelohania mälleri*, une semblable karyogamie entre les deux noyaux des germes amiboïdes, et il note (l. c., 1902, p. 262) que SCHAUDINN a découvert un phénomène de sexualité semblable dans les spores de *Nosema bombycis*. Il y aurait donc ici un phénomène d'autogamie, dès le début de l'évolution, préparé, évidemment longtemps d'avance, par des épurations

<sup>1)</sup> Après la formation des deux spores chez *Ceratomyxa inaequalis*, DOFLEIN (Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., t. XI, 1898) a constaté l'existence dans le protoplasme environnant, de deux noyaux „résiduels“.

nucléaires qui se produisent sans doute au moment de la différenciation des spores.

C'est un phénomène équivalent que LÉGER place, avec réserves d'ailleurs, à la base du développement du *Triactinomyxon*. Mais, alors même que cette interprétation serait acquise, ce que nous n'avons pu vérifier, il resterait encore à préciser l'origine des deux noyaux qui s'unissent; les deux hypothèses les plus simples sont qu'il s'agirait, ou bien de l'union de deux sporozoïtes différents (et alors l'autogamie ne serait plus aussi stricte que chez les *Micro- et Myxosporidies*), ou bien de la fusion de deux noyaux d'un même sporozoïte qui serait devenu binucléé dans l'intestin de l'hôte, ce qui équivaldrait aux cas des *Micro- et Myxosporidies*.

Si nous nous bornons aux seuls faits positifs, chez les *Actinomyxidies*, il y a des phénomènes de sexualité indiscutables au stade de 16 cellules internes; chez les *Microsporidies* (et peut être chez les *Myxosporidies*), il y a de l'autogamie véritable, c'est-à-dire une sorte de parthénogénèse, au début de l'évolution des sporozoïtes. Il y a donc une différence, non seulement dans le moment de la karyogamie, mais dans sa signification; autogamie pure dans un cas, hétérogamie dans l'autre, au tout au moins autogamie entre éléments dont l'origine commune est assez lointaine. Mais, étant données les variétés des processus de sexualité connus chez les Protozoaires, il n'y a là rien qui s'oppose à une parenté entre les groupes.

De tout ce qui précède, nous paraissent résulter les conclusions suivantes:

1° Les *Actinomyxidies* sont certainement apparentées au groupe des Sporozoaires Endospores (Néosporidies).

2° Malgré leur faciès myxosporidien, qui tient surtout à la structure des capsules polaires des spores, elles ne peuvent rentrer dans les *Myxosporidies s. str.*, dont elles diffèrent notablement, certainement plus que les *Microsporidies*.

3° Les *Sarcosporidies* étant peut-être plus voisines aussi des *Myxosporidies s. str.*, il vaut mieux ne pas faire rentrer les *Actinomyxidies* dans les *Myxosporidies sensu lato*, mais supprimer ce dernier groupe.

4° Il convient donc de considérer les Sporozoaires Endospores ou Néosporidies comme comprenant un certain nombre d'ordres équivalents: *Myxosporidies s. str.*, *Microsporidies*, *Sarcosporidies*, *Actinomyxidies*, *Haplosporidies*<sup>1)</sup> et provisoirement *Exosporidies*.

<sup>1)</sup> V. CAULLERY et MESSIL, Recherches sur les *Haplosporidies*. Arch. de Zool. Expér. et Génér. (4), t. IV, 1905 (en cours de publication).

Si l'on ne connaît pas, chez les autres Sporozoaires Endospores, des faits de sexualité analogues à ceux que nous avons signalés chez les Actinomyxidies, il en existe de plus ou moins comparables morphologiquement dans d'autres groupes de Protistes: *Actinosphaerium*<sup>1)</sup> d'après R. HERTWIG, *Trichosphaerium*<sup>2)</sup> et *Hyalopus*,<sup>3)</sup> d'après SCHAUDINN, *Plasmodiophora*<sup>4)</sup> d'après PROWAZEK, les levures<sup>5)</sup> d'après GUILLIERMOND.

Mais il n'y en a pas de plus complètement assimilable au point de vue morphologique que ceux découverts par SIEDLECKI chez les Grégarines.

Au point de vue plus physiologique de la signification du phénomène sexuel, on peut se demander si le cas des Actinomyxidies est plus voisin de l'autogamie des *Actinosphaerium* (union de cellules sœurs) que de l'hétérogamie certaine des *Trichosphaerium* (union de gamètes provenant nécessairement de parents différents). Nous retombons toujours sur la question du stade binucléé initial. S'il provient d'un élément unique, les gamètes sont des consins séparés par quatre générations de cellules et leur conjugaison pourrait être appelée parogamie.<sup>6)</sup> S'il provient de la fusion plastogamique de deux éléments différents, il faudrait encore connaître l'origine de ces deux éléments, car il serait vraisemblable qu'ils dérivent de deux sporozoïtes d'une même spore, ce qui serait encore une conjugaison parogamique d'un degré plus élevé. Dans cette seconde hypothèse (union de deux éléments), la comparaison est tout indiquée avec le cas de *Cystobia minchini*, tout récemment signalé par WOODCOCK.<sup>7)</sup> Presque dès le début de leur évolution, les jeunes Grégarines se conjuguent deux à deux (néogamies), fusionnent leurs protoplasmes, les noyaux restant seuls distincts. Ici encore il est possible que les individus unis soient des sporozoïtes issus d'une même spore.<sup>8)</sup> SIEDLECKI a d'ailleurs entrevu cette possibilité, tout en l'écartant comme peu vraisemblable.

<sup>1)</sup> R. HERTWIG, *Abh. k. bayr. Akad. Wiss. München*, t. XIX, 1899.

<sup>2)</sup> SCHAUDINN, *Abh. Akad. Wiss. Berlin*, 1899, Anh.

<sup>3)</sup> SCHAUDINN, *Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin*, 1894.

<sup>4)</sup> PROWAZEK, *Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte*, t. XXII, 1905.

<sup>5)</sup> GUILLIERMOND, résumé in *Bull. de l'Inst. Pasteur*, t. III, 1905.

<sup>6)</sup> On pourrait réserver le nom d'autogamie aux cas où il n'y a jamais séparation complète des plasmas des deux gamètes. Tous les autres seraient des parogamies du 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup>, . . . n<sup>e</sup> degré selon le nombre de générations cellulaires asexuées qui sépareraient les gamètes de leur ancêtre commun.

<sup>7)</sup> *Arch. Zool. Expér.*, (4), t. II, 1904; N. et R., p. CXXV.

<sup>8)</sup> Cette possibilité existe pour toutes les conjugaisons de Grégarines adultes.

Chez les Grégarines en conjugaison, la différence sexuelle des deux individus est surtout marquée au moment de la formation des gamètes. Chez les Actinomyxidies, c'est plutôt l'inverse.

Chez les Actinomyxidies, les divisions nucléaires sont toujours suivies de divisions cellulaires, tandis que chez les Grégarines, les divisions protoplasmiques sont tardives. L'éparation chromatique se fait tout d'un coup chez les Grégarines, elle a lieu par petits fragments chez les Actinomyxidies.

La paroi du kyste grégarinien est anhyste, celle de l'Actinomyxidie est cellulaire. D'ailleurs quand la Grégarine sporule, sa vie végétative est finie, elle n'a plus besoin, comme l'Actinomyxidie, de relations trophiques avec le milieu extérieur. Morphologiquement les deux cellules pariétales des Actinomyxidies peuvent être comparées aux cellules non génitales que LÉGER a signalées chez certaines Grégarines et qui peuvent survivre à la différenciation des spores (g. *Gregarina*) et même jouer un rôle dans leur dissémination.

Les gamètes des Actinomyxidies sont assez comparables à ceux de *Monocystis ascidiæ*, d'après SIEDLECKI; mais il y a une certaine anisogamie qui d'ailleurs existe aussi peut-être dans le parasite de l'Ascidie, comme le rendent vraisemblable les cas étudiés par BRASIL.<sup>1)</sup> Il rappellent beaucoup aussi ceux signalés tout récemment par PROWAZEK chez *Plasmodiophora*.

Une différence essentielle avec les Grégarines, dont nous parlons eu dernier lieu, parce qu'à elle seule, elle marque aux deux groupes leur place dans les deux sous-classes des Sporozoaires, c'est que chez les Actinomyxidies, la division nucléaire et cellulaire marche de pair avec l'accroissement du corps; chez les Grégarines, la division nucléaire ne commence, même chez les espèces néogames, telles que *Cystobia minchini*, que quand la période d'accroissement est complètement terminée.

Juin 1905.

## V. Bibliographie des Actinomyxidies.

1890 STOLC, A.: in: Compte Rendu du „Klub přirodovědecký“ pour 1890.

1893 —: Věstník č. Akad. Františka Josefa 1893.

1897 MRÁZEK, A.: Über eine neue Sporozoenform aus Limnodrilus. Sitz.-Ber. k. böhm. Ges. d. Wiss. (Math.-Naturw. Kl.), VIII; note, p. 2.

<sup>1)</sup> Arch. Zool. Expér. et Génér. (4), t. III, 1905 et C. R. Ac. Sc., t. CLX.

- 1899 STOLC, A.: Actinomyxidía, nová skupina Mesozoá při buzná Myxosporidiúm. Rozp. Ceske Akad. Cis Frant. Jos. tr. II roc. VIII c. 22; 12 p. 3 pl.  
—: Actinomyxidies, nouveau groupe de Mésozoaires, parent aux Myxosporidies. Bull. international de l'Académie des Sciences de Bohême, pour 1898.
- 1900 MRÁZEK, A.: Analyse du travail précédent dans Zool. Centralbl., t. VII, p. 594—595.
- 1903 MINCHIN: Sporozoa in „A Treatise on Zoology“, edited by E. R. Lankester t. 1 p. 298.
- 1903 MESNIL, F.: Analyse du traité de MINCHIN, in Bull. de l'Institut Pasteur t. I, 30 septembre 1903, p. 577, note 2.
- 1904a LÉGER, L.: Sur les Actinomyxidies. [Assoc. Française pour l'Avancet. des Sciences. C. R. de la 32<sup>e</sup> session. (Congrès d'Angers. — Séance du 10 août 1903.) — 1<sup>ère</sup> partie p. 228—229.]
- 1904a CAULLERY, M. et MESNIL, F.: Sur un type nouveau (*Sphaeractinomyxon stolci* n. g. n. sp.) d'Actinomyxidies et son développement. C. R. Soc. Biol. Paris; séance du 5 mars; t. LVI p. 408—410.
- 1904b —: Sur les affinités des Actinomyxidies. Ibid. p. 410—412.
- 1904b LÉGER, L.: Sur la sporulation du *Triactinomyxon*. C. R. Soc. Biol. Paris, séance du 21 mai; t. LVI p. 844—846.
- 1904c —: Considérations sur le genre *Triactinomyxon* et les Actinomyxidies. Ibid. p. 846—848.
- 1905 CAULLERY, M. et MESNIL, F.: Phénomènes de sexualité dans le développement des Actinomyxidies. C. R. Soc. Biol. Paris, séance du 27 mai; t. LVIII p. 889—891; et C. R. Acad. Sciences Paris t. (XL p. 1482—1484.

## VI. Explication de la planche XV.

Toutes les figures sont relatives à *Sphaeractinomyxon stolci* C. et M.

Fig. 1. Une *Sphaeractinomyxon* vue à un faible grossissement (200).

Fig. 2. Une autre *Sphaeractinomyxon* à un grossissement plus considérable, montrant l'enveloppe générale et les huit spores avec leurs ornements. (× 650).

Fig. 3 et 4. Une spore vue par le pôle supérieur (avec les 3 capsules polaires) et une autre vue obliquement. (× 650.)

Fig. 5. Une capsule polaire avec le filament spiral enroulé intérieurement. (× 1100.)

Fig. 6. Une spore après action de la potasse caustique; les filaments des capsules polaires sont dévaginés. (× 1100.)

Fig. 7. Un stade du développement formé de l'enveloppe (granuleuse) et de deux cellules internes (hyalines). (× 1100.) (cf. fig. 13.)

Fig. 8. Un stade plus avancé; on distingue l'enveloppe (granuleuse) et 10 cellules internes (hyalines). (× 1100.) (cf. fig. 19.)

Les fig. 1—8 sont faites *ad circa*; les suivantes d'après des matériaux fixés et colorés (hématoxyline ferrique, en général).

Fig. 9. Un fragment d'épithélium intestinal de *Clitellio arenarius* avec inclusions parasitaires *p*, *p'*.

Fig. 10. Stades coloniques multinucléés.

Fig. 11a et b. Stades binucléés; la forme et les dimensions de ces stades sont très variables.

Fig. 12. Double karyokinèse des noyaux du stade 11b.

Fig. 13. Stade avec deux cellules d'enveloppe et deux cellules internes  $\alpha$ ,  $\beta$ .

Fig. 14. Stade à 3 cellules internes  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta$ .

Fig. 15. Stade à 4 cellules internes:  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ .

Fig. 16. Fin du même stade. Division de  $\alpha_1$  et  $\alpha_2$ .

Fig. 17. Stade à 6 cellules internes:  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\alpha_{11}$ ,  $\alpha_{12}$ ,  $\alpha_{21}$ ,  $\alpha_{22}$ .

Fig. 18. Fin du même stade. Division des cellules  $\alpha$ .

Fig. 19. Stade à 10 cellules internes:  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\alpha_{111}$ ,  $\alpha_{112}$ , . . . ,  $\alpha_{222}$ .

Fig. 20. Une cellule  $\alpha$  des stades précédents, incomplètement différenciée par l'alun de fer.

Fig. 21. Une cellule  $\beta$  au stade 10, différenciée à point, avec les centrosomes (?) dans le cytoplasme.

Fig. 22. Fin de la division des cellules  $\beta_1$  et  $\beta_2$  donnant un stade à 12 cellules.

Fig. 23. Une karyokinèse des cellules  $\beta_1$  ou  $\beta_2$  montrant le rejet de chromatine.

Fig. 24. Stade à 16 cellules internes (un peu trop décoloré).

Fig. 24a. Même stade (une portion seulement dans la coupe) bien coloré et indiquant, d'après la structure des noyaux, deux catégories de cellules internes.

Fig. 25. Les 16 cellules de la fig. 24 se sont conjuguées deux à deux en 8 copulas. Ausisogamie légère indiquée par la taille inégale des noyaux (décoloration un peu trop avancée).

Fig. 26. Même stade représenté partiellement et bien coloré. Noter l'inégalité des noyaux de chaque copula; — la cloison intercellulaire a persisté.

Fig. 27. Une copula après disparition de la cloison.

Fig. 28. Une copula plus avancée (accolement intime des noyaux).

Fig. 29. Même stade. Cinq des copulas (sur huit) et l'enveloppe.

Fig. 30. Stade de fusion et de division des noyaux dans les copulas (?).

Fig. 31—37. Multiplication des noyaux (et des cellules) dans les huit corps provenant des copulas. Stades successifs. On distingue toujours un noyau plus gros, et un nombre croissant de petits [jusqu'à 6 ou 7 (?)].

Fig. 38. Les 8 enveloppes sporales  $c$  (corps formés de 6 cellules) se sont séparés (vers le centre) des 8 masses germinales  $g$  (à la périphérie). Une partie seulement des unes et des autres est figurée.

Fig. 39. Une enveloppe sporale vue isolément.

Fig. 40. Stade un peu plus avancé que la fig. 38 et représenté aussi partiellement.

Fig. 41. Stade un peu plus avancé.

Fig. 42. Une enveloppe sporale encore vide à un stade moyen;  $cp$  capsule polaire.

Fig. 43. Une masse germinale à un stade moyen; on verra deux gros noyaux trophiques (?).

Fig. 44. Coupe d'un stade avancé mais où (comme dans les précédents) les masses germinales  $g$  sont encore extérieures aux enveloppes sporales  $c$ ;  $cp$  capsules polaires.

Fig. 45. Sphæractinomyxon mûr avec spores remplies. ( $\times 600$ .)

Fig. 46. Une spore mûre vue par le pôle supérieur et renfermant le tissu germinal  $g$  à l'état de plasmode;  $cp$  capsule polaire;  $o$  orifice de sortie du filament spiral.

Fig. 47. Vue du pôle inférieur d'une spore, à la fin du développement; o orifice par où pénètre le tissu germinal, au pôle.

Fig. 48. Coupe d'une spore mûre, où le contenu germinal s'est subdivisé en sporozoïtes (?); il reste un gros noyau.

Fig. 49. Un sporozoïte (?) très grossi. ( $\times 3000$ .)

NB. Quand le grossissement des figures n'est pas spécialement indiqué, il est de 1150 environ. Les fig. 14, 15, 17, 18, 19, 22, 24, 25, 31, 38, 42, 45, 46 sont empruntées à des frottis, les autres (sauf les huit premières) à des coupes en série.



*Nachdruck verboten.*

*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Ans dem Zoologischen Institut in Marburg.)

## Über die Fortpflanzung von *Clepsidrina ovata*.

Von

**H. Schnitzler** (Marburg).

(Hierzu Tafel XVI u. XVII und 3 Textfiguren.)

Über *Clepsidrina ovata*, die im Darm von *Forficula auricularia* lebende Gregarine, veröffentlichte FRANZ PÄHLER im Archiv für Protistenkunde (Bd. IV 1. Heft 1904) eine Arbeit, die sich im besonderen mit deren Morphologie, Entwicklung und Fortpflanzung befaßt. Bezüglich der Fortpflanzung mußte der Verfasser manche Fragen unbeantwortet lassen, da er gezwungen war, seine Arbeiten abznbrechen. Die Untersuchungen über dieses Kapitel habe ich dann fortgesetzt, in der Absicht, sie zn einem gewissen Abschluß zu bringen und dabei vor allem nachznforschen, ob und inwieweit auch für *Clepsidrina ovata* diejenigen Fortpflanzungsprozesse Geltung haben, welche in den letzten Jahren in so glänzender Weise bei einigen anderen Gregarinen und vorher prinzipiell mit diesen übereinstimmend bei den Sporozoen im allgemeinen nachgewiesen werden konnten. Für mich kam dabei besonders in Betracht das Verhalten der Kerne im Sycygium- und Cystenstadium, die Bildung der Geschlechtselemente, der Sporoblasten und deren Konjugation. Zur Orientierung über diese Fragen sei kurz der typische Verlauf des Fortpflanzungsprozesses der Gregarinen im allgemeinen vorangestellt.

Zwei Individuen heften sich zn einem Sycygium zusammen und encystieren sich dann. Nach einer gewissen Zeit beginnen die Kerne der beiden Gregarinen sich mitotisch zu teilen. Zwar ist die erste Spindel nicht immer gefunden worden, doch vermutet man eine erste

mitotische Teilung des Kerns wegen sonstiger Übereinstimmung bei allen Gregarinen. Gewöhnlich wird jedoch nicht der ganze Kern in die erste Mitose einbezogen, sondern nur ein mehr oder minder großer Teil desselben; die übrigbleibende Masse zerfällt im Laufe der weiteren Entwicklung und löst sich schließlich ganz im Gregarinenkörper auf. Vereinzelt<sup>1)</sup> beobachtete man, daß sich die erste Spindel aus einem neben dem gewöhnlichen auftretenden Kleinkern bildet, ohne daß ein Zusammenhang desselben mit dem großen nachgewiesen werden konnte. Der große Kern zerfällt dann später.

Die aus der ersten Mitose hervorgehenden Kerne teilen sich mitotisch weiter und weiter in zahlreiche feine Kerne, die zur Peripherie des Cystenkörpers oder einzelner sich in ihm bildender Cytoplasmakomplexe wandern, und umgeben sich dort mit einem Plasmahofe, um so die Sporoblasten oder Gameten zu bilden. Bei manchen Formen verändern sich nun allmählich die Sporoblasten und zwar so, daß die von dem einen Tier stammenden von denen des anderen schließlich in Gestalt und Bau stark abweichen. Man unterscheidet sie dann vielfach als Eier und Spermatozoen. In anderen Fällen bleiben die Sporoblasten äußerlich ganz gleich gebaut, doch ist man auch da geneigt, ihnen in jeder Gregarine ein bestimmtes Geschlecht zuzuschreiben. Hierauf konjugieren je zwei Sporoblasten, wahrscheinlich aber immer nur solche, die von verschiedenen Tieren stammen. In Cysten mit verschiedenartigen Sporoblasten konnte dieses direkt beobachtet werden. Nachdem auch die Kerne der kopulierenden Sporoblasten verschmolzen sind, entstehen durch mehrfache Mitosen gewöhnlich 8 Teilkerne, um die sich kleine Plasmakomplexe sondern. Die so entstandenen Körperchen sind die Sporozoite. Das ganze, sie enthaltende Gebilde, meist von einer oder zwei Hüllen umgeben, heißt Sporocyste oder Pseudonavicelle.

Bei dieser Darstellung habe ich von Ausnahmen abgesehen, z. B. kann die Encystierung unterbleiben, oder es können sogar die beiden Gregarinen nach einem kurzen Sycygium sich wieder trennen (vgl. die Untersuchungen MRÁZEK's über *Monocystis* aus *Rhynchelmis* und die NUSSEBAUM's über *Schaudinella henlea* aus dem Darm von *Henlea leptodera*).

Eine von der gewöhnlichen ganz abweichende Fortpflanzungsweise beobachteten CAULLERY und MESNIL bei einer *Monocystidae* aus der Leibeshöhle des marinen Anneliden *Dodecaceria concharum* und LÉGER bei *Schizocystis gregarinoides*, indem dort zwei Gene-

<sup>1)</sup> S. MRÁZEK u. CÉNOT.

rationen auftreten, von denen eine durch Sporogonie, die andere durch Schizogonie entsteht. Betreffs all dieser Ausnahmen verweise ich auf die angedeutete Literatur, sowie auch auf die sehr übersichtliche, zusammenfassende Darstellung von LÜHE.

Das Material zu meinen Untersuchungen erhielt ich zum größten Teil von Herrn Dr. PÄHLER, sowohl in Form von konservierten Cysten, als auch in Form von fertigen Schnittpräparaten, zum Teil auch durch eigene Sammlungen im Sommer 1904. Bei diesen mußte ich die für meine Untersuchungen nützliche Erfahrung machen, daß nur eine kurze Zeitlang, und zwar bei dem ersten Auftreten der Forficulae (Mitte Juni bis Ende) eine starke Infektion der Wirtstiere vorhanden war. Später war dieselbe so gering, daß sich unter je 50—100 untersuchten Tieren kaum ein infiziertes fand. Im Laufe des Sommers 1904 habe ich dann versucht, durch Verfütterung von ausgeschlenderten Sporocysten eine künstliche Infektion herbeizuführen. Tatsächlich zeigte sich auch während des Winters (November) wieder eine sehr starke Infektion, doch vermag ich nicht zu entscheiden, ob dieses ein Erfolg der Fütterung war oder durch andere Gründe veranlaßt wurde.

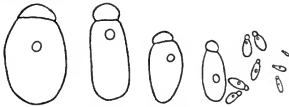
Was Konservierung und Färbung angeht, so bin ich meistens bei den von Dr. PÄHLER erprobten und von ihm näher beschriebenen Methoden geblieben, d. h. ich wandte als Konservierungsmittel HERMANN'sche Lösung und zur Färbung die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylinmethode an.

## I. Morphologisches. — Sycygiumbildung.

Bevor ich die Fortpflanzungsverhältnisse von *Clepsidrina ovata* näher darlege, muß ich kurz noch einige Punkte der Morphologie berühren. Die frei im Darmlumen lebende Gregarine hat gewöhnlich die von PÄHLER in Fig. 1 wiedergegebene Form, ein ovales Deutomerit mit einem ansitzenden, weniger breiten, oft kugeligen Protomerit, und einem stets im Deutomerit gelegenen Kern. Außer anderen Modifikationen erwähnt PÄHLER sowohl, wie auch schon SCHNEIDER in seinen Arbeiten aus den Jahren 1873 und 75 die außerordentlichen Größendifferenzen, die auch mir entgegentraten, wie aus den nebenstehenden Figuren zu ersehen ist, die ich (mit Ausnahme der kleinsten) nach lebenden Tieren mit Hilfe des ZEISS'schen Prismas gezeichnet habe (Textfig. 1).

Unter den kleinen Tieren beobachtete SCHNEIDER solche mit drei

gut ausgebildeten Segmenten, und er hält sie für die Cephalonten unserer Form. Diese Beobachtungen würden nicht ganz übereinstimmen mit denen Dr. PÄHLER's, wonach eine Rückbildung des Epimeriten schon bei den noch an der Darmwand haftenden Gregarinen erfolgt, so daß die freien Tiere höchstens eine flache, sich stark färbende Kappe als Rest des Epimeriten erkennen lassen; vielleicht handelt es sich aber bei den von SCHNEIDER erwähnten Tieren nur um solche, die sich ausnahmsweise schon vorzeitig losgelöst haben. Ich habe



Textfig. 1. Vergr. 1:64.

sie niemals gesehen. Dagegen konnte ich die Beobachtung machen, daß die Kerne der kleineren Formen nur einen, meistens schon vakuolig gebauten Nukleolus enthalten, im Gegensatz zu den größeren, die mehrere aufweisen. Auch im Cystenstadium scheinen Unterschiede zwischen den kleinen und großen Formen vorhanden zu sein, doch standen mir zum Vergleich zu wenig Cysten der kleineren Formen zur Verfügung, als daß ich die naheliegende Vermutung von dem Vorhandensein verschiedener Varietäten, zu der auch schon die obengenannten Unterschiede zwischen den freien Formen Anlaß geben könnten, zur Gewißheit erheben könnte.

Im folgenden habe ich nur die größeren Formen berücksichtigt. Vereinzelt beobachtete ich unter diesen Tiere von kugelliger Gestalt, deren Protomerit vollständig in das Deutomerit eingezogen war (Textfig. 2). Ich halte sie, was ich hier nur erwähne, für Gregarinen, die zur solitären Encystierung schreiten, worüber schon SCHNEIDER nähere Untersuchungen angestellt hat.

Eingeleitet wird nun der Geschlechtsprozeß damit, daß zwei der erwachsenen Tiere ein sogenanntes Sycygium bilden, ein Vorgang, den wir bei den Gregarinen ziemlich allgemein finden. Bekanntlich ist jedoch die Art der Festheftung verschieden. Bei *Gregarina ovata* geschieht dieselbe immer in der Weise, daß sich das eine Tier mit seinem Protomerit an das Hinterende des anderen festheftet. Ob es hier auch eine Sycygiumbildung gibt, die zur Fortpflanzung in

keiner Beziehung steht, ist wohl schwer zu entscheiden, da sich immer nur zwei Tiere zusammenheften. Ein Unterschied zwischen den beiden Sycygiten, der etwa das verschiedene Geschlecht verraten könnte, ist nicht festzustellen, weder in der Form, noch in der Struktur und Färbbarkeit des Plasmas, noch in der Zusammensetzung des Kerns. Allerdings ist gewöhnlich, wie schon SCHNEIDER in seiner Arbeit aus dem Jahre 1873 hervorhebt, das Protomerit des hinteren Tieres (des Satelliten) im Gegensatz zu dem des vorderen (des Primiten) stark abgeflacht, doch möchte ich diesem Umstande keine Bedeutung beilegen. In manchen Fällen beobachtete ich nämlich Sycygien, bei denen auch



Textfig. 2. Vergr. 1:200.

bezüglich der Protomeriten keine Differenz vorhanden war. Die Abflachung erklärt sich aus der Aneinanderpressung der Tiere. Das weitere Verhalten des Sycygiums bis zum ausgebildeten Cystenstadium ist bei den verschiedenen Gregarinenformen recht verschieden geschildert worden. In den meisten oder doch sehr vielen Fällen findet nach der Festheftung eine Drehung der Sycygiten statt, wodurch sie in der Längsrichtung aneinander gelagert werden. Vereinzelt, wie z. B. bei der in *Allolobophora* lebenden *Monocystis* (CUEÑOT) findet von vornherein eine Aneinanderlagerung in dieser Richtung statt. Wieder in anderen Fällen, z. B. bei *Monocystis magna* (CUEÑOT) und *Pteroccephalus* (LÉGER u. DUBOSQ) runden sich die beiden Tiere allmählich ab, ohne dabei ihre zu Beginn des Sycyginms angenommene Richtung zu verändern.

Diesem letzten Modus folgt auch unsere Form. Die Berührungsstelle der Sycygiten wird allmählich immer größer, zunächst veranlaßt durch die Verflachung des Protomeriten des hinteren Tieres. Weiterhin wird das Protomerit des Satelliten in das Innere des Deutomerits völlig eingedrückt, während gleichzeitig das Protomerit des Primiten sich abflacht. Mit diesem Vorgange ist eine Zusammenziehung beider Tiere in der Längsachse verbunden, wodurch das Sycygium sich immer mehr der Kugelgestalt nähert. Auf diesem Stadium ist die Trennungsschicht zwischen Proto- und Deutomerit und deren Fortsetzung, die Schicht zwischen Ektoplasma und Gallertschicht, ebenso auch die Cuticula in Auflösung begriffen oder schon völlig aufgelöst. (Nach PÄHLER kann die Cuticula aber auch noch im Cystenstadium vollständig erhalten sein.)

Diese Verhältnisse gibt Fig. 1 wieder. Die Trennungsschicht zwischen Proto- und Deutomerit ist verschwunden, doch ist die Grenze zwischen diesen Körperteilen an der durch die Zerfallsprodukte der Schicht hervorgerufenen stärkeren Färbung noch deutlich zu erkennen. Die Schicht zwischen Ektoplasma und Gallertschicht ist nicht mehr vorhanden und die Differenzierung des Plasmas hat sich verwischt. Die Cuticula ist nur noch an der ursprünglichen Anheftungsstelle sichtbar. Wie PÄHLER zeigte, kann sie dort noch innerhalb der ausgebildeten Cyste ziemlich lange erhalten bleiben.

Zu Fig. 1 bemerke ich noch, daß der dargestellte Schnitt eine verhältnismäßig wenig ausgedehnte Verbindung der Sycygiten zeigt. Auf anderen Schnitten derselben Cyste, die jedoch die Protomeriten nicht getroffen hatten, waren auch schon beträchtliche Teile der Deutomeriten verbunden.

Nachdem die beschriebenen Veränderungen des Sycygiums stattgefunden haben, geht dieses bekanntlich in das Cystenstadium über, indem die beiden Tiere eine doppelte Hülle ausscheiden, eine äußere Gallerthülle und eine innere Cystenhülle.

## II. Kernveränderungen bis zum Auftreten der ersten Teilungsspindel.

Bei den noch an der Darmwand haftenden Gregarinen enthält der Kern ursprünglich einen einzigen großen Nukleolus, der jedoch bald in mehrere Nukleolen sich aufzulösen beginnt (vgl. PÄHLER Fig. 14—17). Diese Auflösung schreitet nach dem Freiwerden der Gregarinen und später während des Sycyginms und im Cystenstadium weiter fort. Auf diese Weise entstehen mehr oder weniger feine Körnchen, die sich im Kerne zerstreuen und ihn schließlich ganz gleichmäßig erfüllen.

Wie schon PÄHLER hervorhebt, scheint das Auftreten von Vakuolen innerhalb der Kernkörper ihrem jedesmaligen Zerfall voranzugehen. Solange die Nukleolen noch in geringerer Anzahl vorhanden und verhältnismäßig groß sind, treten gewöhnlich mehrere Vakuolen gleichzeitig in denselben auf. Vielfach sind die Vakuolen so zahlreich oder auch so umfangreich, daß sie gegenseitig in enge Berührung kommen. Die färbbare Substanz des Nukleolus erscheint infolgedessen nur noch als feines Netzwerk zwischen ihnen, wie Fig. 2 dies darstellt. Selbst nachdem die Zerfallsprodukte schon

äußerst klein geworden sind und im ganzen Kern zerstreut liegen, kann man oft in den einzelnen Körnchen noch eine kleine Vakuole beobachten. — Nebenbei bemerke ich, daß auch später in ziemlich alten Stadien, z. B. noch während der Sporocystenbildung, eine Vakuolenbildung den Zerfall solcher chromatinartiger Körnchen einzuleiten scheint, die frei im Cytoplasma der Gregarine liegen, sei es nun, daß dieses Reste des zerfallenen Kerns oder auch Kerne von degenerierten Sporoblasten sind.

Wie schon PÄHLER zeigte, ist die Auflösung der Nukleolen von verschiedener Dauer, so daß man sie im Cystenstadium oft schon fein verteilt, oft aber auch noch in ziemlicher Größe antrifft.

Während die Nukleolen in der oben beschriebenen Weise zerfallen, verändert sich gleichzeitig auch die Kernmembran. Sie wird allmählich dünner und dünner, löst sich dann an einigen Stellen auf, um schließlich völlig zu verschwinden. Auch hierüber hat PÄHLER schon nähere Angaben gemacht.

In einigen Cysten nun, deren Kerne zum größten Teile schon mit sehr kleinen Kernkörperchen erfüllt waren, beobachtete ich innerhalb des Kerns mehrere größere Vakuolen, in denen zahlreiche, verhältnismäßig große Körnchen lagen (Fig. 3). Diese Körnchen ließen keinen Unterschied gegenüber den Nukleolenkörnchen erkennen, und man darf wohl annehmen, daß es sich hier um Teilstücke eines größeren, vakuolisierten und soeben zerfallenen Nukleols handelt. Wenngleich ich deshalb den großen Vakuolen keine weitere Bedeutung zuschreibe, so schienen sie mir doch erwähnenswert, weil ich in einer ganz ähnlichen Vakuole die erste Teilungsspindel, und zwar im ausgebildeten Monasterstadium, fand (Fig. 4). Die Vakuole ist der Kernmembran genähert. Die Äquatorialplatte besteht aus einigen kleinen, rundlichen Körnchen, die Spindelfasern endigen in ziemlich großen, gut ausgebildeten Centrosomen. Eine Strahlung um die Centrosome ist nicht vorhanden, jedenfalls nicht festzustellen. Außer dieser, die Spindel enthaltenden Vakuole waren im Kern noch verschiedene andere, mehr central gelegene zu bemerken. Die Kernmembran war hier schon sehr dünn geworden, aber doch noch vollständig vorhanden. Die erste Spindel fand ich auf einem anderen Präparate nochmals, und zwar auch im Monasterstadium, doch bot der Kern im ganzen ein anderes Bild. Hier hatte sich an einigen Stellen die Kernmembran schon völlig aufgelöst, und an einer solchen Stelle war die Spindel ausgetreten. Zum mindesten lag sie in einer weit vorragenden Ausbuchtung des Kerns. Infolgedessen erschien auch

die Vakuole nicht so ausgeprägt; es zeigte sich ein kleiner heller, unregelmäßiger Plasmahof, der die Spindel umgab (Fig. 5).

Auf anderen Präparaten von jungen Cysten habe ich niemals Andeutungen einer ersten Mitose gefunden, so daß ich nicht in der Lage bin, betreffs der Ausbildung der Spindel, besonders auch über die Herkunft des Chromatins Auskunft zu geben. Was aus den beiden erwähnten Präparaten mit Sicherheit hervorgeht, ist, daß der neue kleine Kern, bzw. die Spindel aus dem ursprünglichen großen stammt. Dieses verdient deshalb besonders hervorgehoben zu werden, weil es bei einigen Gregarinenformen, wie z. B. bei der von CUÉNOT untersuchten *Diplocystis* aus der Leibeshöhle von *Gryllus domesticus* und der von MRÁZEK studierten *Monocystis* aus *Rhynchelmis*, zweifelhaft erscheint. CUÉNOT hebt ausdrücklich hervor, daß bei *Diplocystis* die Möglichkeit einer Neubildung des kleinen Kerns frei im Plasma, ohne Zusammenhang mit dem ursprünglichen, nicht von der Hand zu weisen sei. Ich enthalte mich dessen, eine Vermutung über die Wahrscheinlichkeit dieser letzteren Annahme zu äußern, sonst läge es nahe, zu vermuten, daß der in Entstehung begriffene Kern in ähnlicher Weise, wie Fig. 5 es bereits andeutet, in jenem Falle aus dem Kern herausgerückt ist. Inwieweit man die Existenz eines Mikronnkleus neben dem Hauptkern und eine derartige Entstehung der Spindel annehmen darf, wage ich ebenfalls nicht zu beurteilen. Erwähnen darf ich noch, daß diese Verhältnisse sehr klein und schwierig zu beobachten sind und ich glücklich war, als ich infolge langen und sehr eingehenden Suchens wenigstens diese beiden ersten Kernspindeln auffand.

Ich bemerke auch noch, daß auf den beiden erwähnten Präparaten die entsprechenden Kerne jeder Cyste im ganzen dieselben Verhältnisse aufwiesen.

Sehr auffällig ist, daß nur ein so verschwindend kleiner Teil des ursprünglichen Kerns in die erste Spindel eingeht. Dieses Verhalten stimmt überein mit den Funden anderer Beobachter; immerhin ist bei unserer Form die Differenz zwischen Kernumfang und Spindel ganz besonders groß (Fig. 4 u. 5). Dabei ist allerdings zu erwähnen, daß der in Fig. 5 dargestellte Kern eine außergewöhnliche Größe hat, was vielleicht darin seine Erklärung findet, daß nach der teilweisen Auflösung der Kernmembran sich der ganze Kern gelockert und infolgedessen vergrößert hat. Am meisten erinnert der beschriebene Vorgang an die Bildung der ersten Spindel bei *Monocystis ascidia*, die SIEDLECKI untersucht hat (vgl. dessen Fig. 1—8). Bei dieser Form enthält der Kern ursprünglich ein Chromatingerüst mit



einem Karyosom. „Sein Chromatin — ich führe jetzt wörtlich die betreffende Stelle an — zerfällt in eine Menge kleiner Stäbchen und Brocken, die Kernmembran wird wahrscheinlich infolge der Abgabe ihrer Chromatinbestandteile beträchtlich dünner als vorher, und das Karyosom wird stark zur Seite geschoben (Fig. 4), wobei es häufig in eine Vakuole gerät. Die Gestalt des Kerns wird unregelmäßiger, und es erscheint schließlich in seinem Innern eine kleine helle Vakuole, in welcher das Chromatin in Form von feinem Staub abgelagert wird. Diese Vakuole vergrößert sich immer mehr und mehr und nimmt mit Ausnahme von ein paar größeren Brocken alles Chromatin in sich auf (Fig. 5). Schließlich wird der ganze Kern von der Vakuole ausgefüllt und das Karyosom mit einigen größeren Chromatinbrocken so stark gegen die immer dünner werdende Kernwand gepreßt, daß diese schließlich platzt, und der ganze Kerninhalt in das Protoplasma zu liegen kommt. In demselben Moment entsteht aus den wenigen größeren Chromatinstücken ein neuer verhältnismäßig winziger Kern, der sich sogleich zur ersten Teilung anschiekt und bald unter dem Bilde einer charakteristischen, obwohl nur sehr kleinen karyokinetischen Figur auftritt.“

Ganz ähnlich verläuft die Bildung der ersten Spindel auch bei der von PROWAZEK untersuchten *Monocystis agilis*. Dort tritt nach dem Zerfall des Innenkörpers des Kerns (wohl gleichbedeutend mit Nukleolus) aus demselben ein Bläschen aus — von PROWAZEK mit dem Mikrokern CUÉNOT's und der Centrosphäre MRÁZEK's verglichen — aus dem später die erste Teilungsspindel hervorgeht. Mit mehr oder weniger großen Abweichungen beobachtete auch CUÉNOT bei mehreren Monocystideen, CAULLERY u. MESNIL bei *Selenidium*, MRÁZEK bei *Monocystis* aus *Rhynchelmis*, und NUSSBAUM bei *Schaudinella henlea* das Auftreten einer ersten Kernspindel, LÉGER bei *Stylorhynchus* und LÉGER u. DUBOSQ bei *Pterocephalus* wenigstens Andeutungen derselben. Dagegen hat z. B. CUÉNOT bei verschiedenen Polycystideen und BERNDT bei der Gregarine aus dem Darm der Larve von *Tenebrio molitor* dieses nicht beobachten können, sondern nur das Auftreten verschiedener Tochterkerne. Trotzdem darf man wohl mit gutem Recht annehmen, daß auch hier, wie überhaupt allgemein eine solche Spindel zur Ausbildung gelangt.

Der Vermutung BERNDT's im besonderen, daß vielleicht eine Kernvermehrung ohne erste Spindel stattfinde, oder auch der PÄHLER's, daß die erste Kernteilung äußerst schnell verlaufe, möchte ich nicht beistimmen. Das Auffinden der Spindel, zumal wenn sie von solch winziger Gestalt ist wie bei *Monocystis ascidia* und unserer Form,

ist eben von zu großen Zufälligkeiten abhängig, indem jeder nicht zufällig günstig treffende Schnitt sie nur schwer oder gar nicht erkennen lassen wird.

### III. Die Kernvermehrung nach dem Auftreten der ersten Spindel und die Auflösung des ursprünglichen Kerns.

In welcher Weise die erste Mitose, deren Monasterstadium soeben beschrieben wurde, weiter vor sich geht, habe ich nicht beobachten können. Ebenso wenig Erfolg hatte ich bei meinen Untersuchungen bezüglich der zuerst folgenden Teilungen der Tochterkerne, obwohl mir eine sehr große Anzahl von Präparaten zur Verfügung stand. Auf den nächsten von mir aufgefundenen Stadien enthielt jede Cystenhälfte 3—4 Kerne, und zwar im Ruhestadium. Das Chromatin ist in Form von kleinen Körnchen oder Stäbchen peripherisch angeordnet. Weiterhin beobachtete ich Cysten mit ungefähr 10 Kernen in jeder Cystenhälfte. Obgleich auch hier typisch ausgebildete Spindeln nicht zu bemerken waren, so waren doch in den meisten Kernen die ersten Anzeichen einer Mitose vorhanden, sei es, daß das Chromatin in längeren Schleifen angeordnet oder daß diese auch schon in mehrere Stücke zerfallen waren (Fig. 6). Gleichzeitig mit dieser ersten Kernvermehrung erfolgt eine Wanderung der Tochterkerne nach der Peripherie des Cystenkörpers zu, wo mittlerweile durch die fein verteilten chromatinartigen Bestandteile des zerfallenen ursprünglichen Kerns eine dichtere, sich stärker färbende Zone gebildet wurde, worauf ich später noch zurückkomme. Die Scheidewand zwischen den beiden Tieren der Cyste hat sich bis zu dieser Zeit schon teilweise aufgelöst, und es ist deshalb um so bemerkenswerter, daß ein Hinüberwandern von Kernen aus einer Cystenhälfte in die andere niemals stattfindet.

Erst an der Peripherie des Cystenkörpers nun spielt sich hauptsächlich der Prozeß der Kernvermehrung ab. Man sieht innerhalb ein und derselben Cyste Kerne in den verschiedensten Stadien einer typischen Mitose, deren Verlauf leicht verfolgt werden konnte. Die zunächst noch in verhältnismäßig geringer Anzahl vorhandenen und in mehr oder minder großen Entfernung voneinander liegenden Kerne zeigen noch keine bedeutende Volumenabnahme im Vergleich zu den ersten Kernen. Es ergibt sich daraus, daß gleichzeitig mit den ersten Teilungen ein Wachstum derselben stattfindet. Im Ruhe-

stadium ist hier sowohl wie nach den späteren Teilungen das Chromatin in Form von kleinen Körnchen oder Brocken an der Peripherie gelegen, während das Innere des Kerns ein feines Lininnetzwerk enthält (Fig. 7a). Vielfach beobachtete ich außerdem noch ein einzelnes kleines Körnchen, welches der Kernmembran noch mehr als das Chromatin genähert war. Ich nehme an, daß es mit einem Centrosoma identisch ist, welches dann also zunächst im Kerninnern auftreten würde.

Das Resultat der an der Peripherie des Cystenkörpers verlaufenden Teilungen ist eine außerordentlich große Zahl von äußerst kleinen Kernen, die dichtgedrängt die ganze peripherische Zone erfüllen, zum Teil sich sogar in den zwischen Cystenkörper und Cysten-hülle befindlichen Raum vorwölben. Der nähere Verlauf der Mitose ist folgender (Fig. 7b-l):

Das peripher gelegene Chromatin beginnt sich schleifenförmig anzuordnen, während das jetzt deutlich sichtbare Centrosoma ganz an die Kernmembran gerückt ist und so den einen Pol der sich ausbildenden Spindel fixiert (Fig. 7b). Das Chromatin zerfällt nun (Fig. 7c) und bildet in Form von etwas länglichen Körnchen die Äquatorialplatte. Gleichzeitig hat sich das Centrosoma geteilt (Fig. 7c), und die beiden Teilhälften sind, nachdem sie entgegengesetzte Stellungen angenommen haben, durch Spindelfasern mit den Chromatinkörnchen verbunden worden. Eine Strahlung ist auch hier nicht zu bemerken. Die Körnchen der Äquatorialplatte scheinen sich nun senkrecht zur Längsachse der Spindel zu teilen. Wenigstens konnte ich einmal eine deutliche Einschnürung derselben beobachten, wodurch jedes in zwei, noch teilweise zusammenhängende Kügelchen gesondert wurde (Fig. 7d). Die einzelnen Kügelchen verlängern sich dann zu Schleifen, die zunächst auch hier noch zu je zwei mit einem Ende verbunden oder doch in Berührung bleiben (Fig. 7e, f), und beginnen dann allmählich auseinander zu weichen, wobei zwischen den so gebildeten Tochterplatten Spindelfasern sichtbar werden (Fig. 7e, f, g, h, i). Mit dem Auseinanderweichen der Tochterplatte ist eine starke Verlängerung des Kerns verbunden, die schließlich zu einer medianen Einschnürung führt, aber nur an einer Seite (Fig. 7i, k). Zuletzt teilt sich der Kern, und man kann dann in den Teilkernen zunächst noch die eigentümliche, von der Mitose herrührende Anordnung des Chromatins deutlich sehen (Fig. 7l).

Was die ursprüngliche Anzahl der Chromosomen anlangt, so bin ich nach allem Gesehenen geneigt, deren vier anzunehmen, obwohl

ich im Dyasterstadium ein deutliches Hervortreten von vier Schleifen nicht beobachten konnte.

Zum Vergleiche verweise ich auf den Verlauf der mit der beschriebenen fast ganz übereinstimmenden Mitose der Tochterkerne bei *Stylorhynchus*, wie ihn LÉGER in Fig. 5 wiedergegeben hat.

Was die nach der ersten Teilung übrig bleibende Masse des ursprünglichen Kerns, den Restkörper, betrifft, so scheint ihm des weiteren keine Bedeutung mehr zuzukommen. Nachdem er schon bei dem Austritt der ersten Spindel eine unregelmäßige Gestalt angenommen hat, veranlaßt durch die teilweise Auflösung der Kernmembran, zerfällt er während der Bildung der ersten Tochterkerne in mehrere größere oder kleinere Partien, die keine besondere Gestalt aufweisen. Die Kernmembran ist unterdessen völlig verschwunden. Besondere Eigentümlichkeiten kommen bei dem Zerfall nicht vor. Eine mitotische Teilung insbesondere, wie sie z. B. von LÉGER in so eigenartiger Weise in der Arbeit über *Stylorhynchus* beschrieben ist, habe ich niemals gefunden.

Die Grundsubstanz der einzelnen Komplexe des Restkörpers, in der die mehr oder minder fein verteilten chromatinartigen Überreste liegen, hebt sich zunächst noch deutlich durch seine stärkere Färbung gegen das eigentliche Plasma ab. Sie verschwindet schon bald, und die chromatinartigen Bestandteile, welche allmählich in sehr kleine Körnchen zerfallen sind, liegen dann frei im Plasma, aber zunächst immer noch in einzelnen Komplexen zusammen. Sie wandern nun nach der Peripherie des Cystenkörpers zu und zerstreuen sich dort, um so eine dünne Körnchenzone zu bilden. Durch weitere Auflösung werden die Körnchen schließlich so klein, daß sie als solche nicht mehr zu erkennen sind und nur noch eine stärkere Färbung der peripherischen Schicht hervorrufen. Als eine, wohl nur rein äußerliche Beziehung dieser Schicht zu den Tochterkernen wurde schon früher erwähnt, daß sich in ihr hauptsächlich der Prozeß der Kernvermehrung abspielt.

#### IV. Sporoblasten- und Reduktionskörperbildung.

Die an der Peripherie des Cystenkörpers gelegenen Kerne beginnen allmählich sich nach außen vorzuwölben, wobei sie sich mit einem scharf umgrenzten Plasmakomplex umgeben. Schließlich lösen sie sich vollständig von dem Cystenkörper los, und sie liegen dann

frei in dem zwischen ihm und der inneren Cystenhülle befindlichen Raum, der von einer wasserhellen Flüssigkeit angefüllt ist. Die so gebildeten Körperchen, von SCHNEIDER Sporoblasten genannt, zeigen eine rundliche oder ovale Gestalt. Ihr Kern, der immer in der Mitte gelegen ist, enthält das Chromatin in Form von fein verteilten Körnchen. Auf den Präparaten erschien er jedoch gewöhnlich als ein tiefschwarz gefärbtes kompaktes Kügelchen, da es beim Ausziehen der Farbe nicht leicht zu erreichen war, daß die besondere Anordnung des Chromatins sichtbar wurde, ohne die Deutlichkeit des ganzen Bildes zu beeinträchtigen.

Innerhalb der Sporoblasten nun finden die von PÄHLER als Reduktionskörperbildungen angesprochenen Vorgänge statt, von denen er schon einige Stadien auf Tafel 6 dargestellt hat. Gestützt wurde seine Ansicht noch dadurch, daß ich noch vor der Veröffentlichung der Arbeit die der Peripherie des Sporoblasten genäherte typische Spindel fand, deren Bild PÄHLER deshalb seinen Zeichnungen schon beigelegt hat. Ich habe die genannten Vorgänge, soweit es möglich war, näher verfolgt. Die einzelnen Stadien sind in den Figuren 8a—m dargestellt, die ich nach meinen eigenen Präparaten gezeichnet habe.

Der bisher in der Mitte des Sporoblasten gelegene Kern rückt etwas nach dessen Peripherie zu und bildet eine Spindel mit deutlich sichtbaren Centrosomen. Zunächst ist jedoch nur ein Centrosoma durch Fasern mit dem Kern verbunden, und zwar an der der Peripherie des Sporoblasten am meisten genäherten Seite desselben. Gewöhnlich liegt es ganz nahe an der Oberfläche des Sporoblasten. Der Kern erscheint auch hier noch als ein rundliches Kügelchen, das meist wegen unzureichender Entziehung der Farbe vollständig schwarz gefärbt war. Nur an der Ansatzstelle der Fasern ist er etwas ausgezackt. Das andere Centrosoma sieht man in allen möglichen Lagen an der Peripherie eines den Kern umgebenden kleinen hellen Hofes. Anfangs dem erstgenannten Centrosoma benachbart, und wohl durch Teilung aus ihm hervorgegangen, scheint es also um den Kern herumzuwandern, bis es die dem ersten entgegengesetzte Stellung angenommen hat (Fig. 8a—d). Während sich nun das Chromatin zu der aus kleinen Körnchen bestehenden Äquatorialplatte anordnet, verbindet sich auch das zweite Centrosoma mit dem Kern (Fig. 8e, f, g). Stadien, wie sie in Fig. 8d u. e dargestellt sind, fanden sich selbst auf ein und demselben Präparat, trotzdem habe ich leider Übergänge zwischen beiden nicht beobachten können.

Charakteristisch ist die Verschiedenheit der Centrosome. Das

der Peripherie des Sporoblasten genäbert stellt im optischen Schnitt ein mehr oder weniger gebogenes Stäbchen dar und ist erheblich größer, als das gegenüberliegende, welches körnchenförmig ist. Eine Verschiedenheit der Centrosome ist übrigens auch sonst schon und zwar bei der Teilung von Metazoen- speziell Furchungszellen beobachtet, so z. B. von R. GOLDSCHMIDT bei der inäqualen Furchung des Eies von *Polystomum integerrimum*, bei welcher Form der größeren Tochterzelle ein größeres Centrosoma entspricht. Ganz ähnliche Verhältnisse fand SCHUBMANN bei seinen im hiesigen Institut angestellten Untersuchungen über die Entwicklung von *Distomum hepaticum*, wo ebenfalls der größeren Tochterzelle ein größeres Centrosoma entspricht, welches Verhalten für den hier vorliegenden Fall allerdings nicht gelten würde.

Die Äquatorialplatte rückt nun etwas weiter nach der Peripherie des Sporoblasten zu, wodurch die Spindel ein etwas asymmetrisches Aussehen erhält (Fig. 8h). Erst jetzt weichen die schon vorher angedeuteten Tochterplatten auseinander, bleiben aber durch Fasern miteinander in Verbindung, während gleichzeitig die Centrosome unendlich werden oder ganz verschwinden, was besonders für das größere, peripher gelegene gilt (Fig. 8i, k). Der Sporoblast bildet nun eine kleine Ausbuchtung oder sogar eine Spitze, in die der Kern eintritt (Fig. i, k). Die Spindelfasern lösen sich allmählich auf, worauf die äußere Chromatinmasse aus dem Sporoblasten austritt und noch eine Zeitlang als eine dem Sporoblasten aufliegende Kappe zu sehen ist (Fig. 8l, m).

Ein Ausstoßen von mehreren Reduktionskörpern scheint nicht vorzukommen, wenigstens habe ich niemals irgend welche Andeutung davon gesehen. Es lag nun die Vermutung nahe, und sie wurde von PÄHLER auch ausgesprochen, daß die reduzierenden Sporoblasten vielleicht die weiblichen Elemente seien, die später mit solchen, die etwa keine Reduktionskörper ausgestoßen hätten, eine Konjugation eingingen. Diese Vermutung trifft aber nicht zu. Vielmehr haben alle Sporoblasten in beiden Cystenbälften — die Grenze zwischen diesen ist nämlich vielfach noch an einzelnen übrig gebliebenen Resten der früheren Scheidewand deutlich zu erkennen — zu jeder Zeit ein vollkommen gleiches Aussehen, und auch insbesondere die Reduktionskörperbildung findet in allen und zwar stets in der gleichen Weise statt.

Es soll hier jedoch erwähnt werden, daß sich mehrfach auf diesen und den etwas späteren Stadien der Konjugation in der peripheren Schicht des Cystenkörpers, vereinzelt auch in dem zwischen

ihm und der inneren Cystenhülle befindlichen Raum kleinere Chromatinkörnchen, zum Teil mit einem Protoplasmahof umgeben, vorfanden. Ich bin aber nach allem Gesehenen der Überzeugung, daß diese Körperchen irgend welche Bedeutung bezüglich der Fortpflanzung nicht haben. Ich halte sie teils für Überbleibsel des ursprünglichen Kerns, teils für Kerne, welche nicht zur Sporoblastenbildung verwandt sind, wie sie auch CUVÉSOR beobachtete, teils auch für Kerne von degenerierten Sporoblasten. Die letzte Annahme ist dadurch begründet, daß man vielfach außer den Sporoblasten, die in dem zwischen Cystenkörper und inneren Cystenhülle befindlichen Raum liegen, solche auch in der peripheren Schicht des Cystenkörpers antrifft, die dann aber schon eine undeutliche Umgrenzung aufweisen, und so eine beginnende Degeneration andeuten. Vielleicht erklärt sich das Degenerieren derselben dadurch, daß sie wegen Platzmangels nicht in den schon verschiedentlich genannten Zwischenraum gelangen können, was doch als das Normale anzusehen ist.

## V. Konjugation der Sporoblasten und Sporocystenbildung.

Bekanntlich ist die Konjugation zweier Sporoblasten von SIEDLECKI im Jahre 1899 bei *Monocystis ascidia* beobachtet worden. Seitdem haben zahlreiche andere Forscher diese Beobachtung insofern bestätigt, als sie bei den von ihnen untersuchten Gregarinenformen denselben Vorgang verfolgen konnten. Gleichzeitig wurde durch ihre Untersuchungen aber auch festgestellt, daß ein wesentlicher Unterschied hinsichtlich der Konjugation bei den verschiedenen Gregarinenpezies besteht. Während nämlich in den Cysten der einen die verschmelzenden Elemente sämtlich vollkommen gleich gebaut sind, haben sie sich in den der anderen, bestimmt durch das verschiedene Geschlecht der beiden Cystentiere, von denen sie stammen, zuvor zu typisch differenten Geschlechtselementen umgebildet, die vielfach geradezu als Eier und Spermatozoen bezeichnet werden. Entsprechend der Gleichartigkeit oder Verschiedenheit dieser Elemente (der Sporoblasten oder Gameten) unterscheidet man zwischen Isogamie und Anisogamie, welche letztere man bis dahin als besonderes Merkmal der Coccidien und Haemosporidien betrachtet hatte. So wurde Isogamie z. B. festgestellt: von SIEDLECKI bei *Monocystis ascidia*, von CUVÉSOR bei den verschiedenen *Monocystideen* aus den Samenblasen des Regenwurms, und den *Diplocystisarten* in *Gryllus*

domesticus, von PROWAZEK bei *Monocystis agilis*, von LÉGER bei Ophryocystisarten, von BERNDT bei den Gregarinen aus dem Darm der Larve von *Tenebrio molitor*. Als Beispiele solcher Gregarinen dagegen, bei denen Anisogamie stattfindet, seien genannt: die von LÉGER studierten Formen *Stylorhynchus*, die von LÉGER und DUBOSQ gemeinsam untersuchte Form *Pteroccephalus* und die von NUSSBAUM studierte *Schaudinella henlea* aus dem Darmkanal von *Henlea leptodera*.

Hinsichtlich der angedeuteten Konjugationsvorgänge hoffte ich zunächst durch Untersuchungen am lebenden Objekt (in der feuchten Kammer), wozu die auf gleichem Wege erzielten Erfolge LÉGER's, BERNDT's u. a. anregten, Aufklärung zu erhalten, zumal bei unserer Form gerade Cysten im Sporoblastenstadium dazu ganz besonders geeignet schienen. Leider waren diese Beobachtungen vergeblich. Dagegen waren Untersuchungen auf Schnittpräparaten von besserem Erfolg begleitet. Es ergab sich daraus, wie ich schon vorwegnehme, daß auch bei *Clepsidrina ovata* eine Konjugation der Sporoblasten stattfindet, und weiterhin, daß diese isogam ist.

Machten dieses schon die in der Cytoplasmamasse alter Cysten liegenden und sich hier zu Sporocysten umbildenden Körperchen wegen ihrer auffälligen Größe und Gestalt wahrscheinlich, so konnte auf einigen Präparaten der Vorgang sogar näher verfolgt werden. Es fanden sich nämlich auf ihnen in dem zwischen Cystenkörper und Cystenhülle befindlichen Raum, in dem sonst die Sporoblasten liegen, Gebilde, die im Vergleich zu den Sporoblasten bedeutend verlängert und vergrößert waren. Mehrfach waren sie in der Mitte noch eingebuchtet, und jeder dadurch bestimmte Abschnitt enthielt einen Kern mit mehr oder weniger fein verteiltem Chromatin (Fig. 9a). Dieses Stadium dürfte als Beginn der Konjugation zu betrachten sein. Andere Körperchen ließen eine solche Einbuchtung nicht mehr erkennen, sondern waren von ovaler Gestalt. Sie enthielten jedoch noch zwei getrennte, wenn auch schon ziemlich nahe zusammenliegende Kerne, die sich im übrigen aber nicht verändert hatten (Fig. 9b). Hier war also die Verschmelzung schon weiter fortgeschritten. Endlich fanden sich auch solche ovale Körperchen, die nur einen, an einem Pol gelegenen Kern enthielten, sei es, daß er zunächst noch längliche Form hatte (Fig. 9c), oder auch schon völlig abgerundet war (Fig. 9d). Mit der hierdurch angedeuteten Verschmelzung der Kerne ist die Konjugation vollendet. Ob sich dabei auch die Chromatinkörnchen vereinigen, konnte nicht beobachtet werden.



Schon im vorigen Abschnitt habe ich erwähnt, daß sich mehrfach in der peripheren Plasmaschicht, zuweilen auch in dem zwischen ihr und der inneren Cystenhülle befindlichen Raum rundliche, anscheinend Chromatin enthaltende Körperchen vorfanden, die von bedeutend geringerer Größe als die Sporoblasten waren. Diese Körperchen konnten den Gedanken an eine anisogame Befruchtung nahelegen. Ich habe jedoch die Gründe angegeben, warum ich ihnen bezüglich der Fortpflanzung und somit auch besonders der Konjugation keine Bedeutung beilege. Lange Zeit habe ich aber aus anderen Gründen eine anisogame Befruchtung annehmen zu müssen geglaubt. Es fanden sich nämlich auf einigen Präparaten zwischen den Sporoblasten kleinere Körperchen, die an einem Ende zugespitzt und dort stark gefärbt, am anderen abgerundet waren und die gelegentlich so auffallend den Sporoblasten angelagert und angeschmiegt erschienen, daß zunächst die Annahme einer anisogamen Kopulation schwer von der Hand zu weisen schien und ich auch lange Zeit an eine solche dachte, schließlich aber doch wieder davon abkam, da ich keine Übergangsformen zu den vermeintlichen Mikrogameten finden konnte. Über die Herkunft der kleinen abweichend geformten Körper war ich zunächst völlig im unklaren. Genane Untersuchungen, bei denen mich Herr Dr. MEISENHEIMER in lebenswürdiger Weise unterstützte, ergaben aber schließlich, daß es sich um abgeschnittene Falten der Cystenhülle handelte, in die durch die Lücken zwischen den Sporoblasten etwas Cytoplasma eingedrungen war und deren spitz zulaufendes Ende die Farbe stärker angehalten hatte.

Nach allem Gesagten bin ich deshalb nicht im Zweifel, daß bei der oben beschriebenen Konjugation zwei vollkommen gleiche Sporoblasten verschmelzen, also Isogamie vorhanden ist.

Von Bedeutung wäre es nun, entscheiden zu können, daß nur von verschiedenen Tieren herrührenden Sporoblasten verschmelzen können. Bekanntlich ist dieses bis jetzt nur vereinzelt und zwar nur bei Gregarinen, die verschiedenartige Sporoblasten ausbilden, direkt beobachtet worden, so besonders von LÉGER bei *Stylorhynchus*, von LÉGER und DUBOSQ bei *Pterocephalus* und von NUSSBAUM bei *Schandinella henlea*, wo eben wegen der großen Verschiedenheit der verschmelzenden Elemente jeder Zweifel ausgeschlossen ist. Aber auch für die Gregarinen mit isogamer Befruchtung, bei denen es nicht direkt zu sehen war, wird es als wahrscheinlich geltend angenommen. SIEDLECKI hat als erster diese Ansicht in seiner Arbeit über *Monocystis ascidia*, und zwar noch vor Bekanntwerden der

Anisogamie bei Gregarinen vertreten. Bei dieser Form sprechen nach seinen Angaben dafür „die Befunde: daß 1. beide Gregarinen fast bis zur vollkommenen Ausbildung der Sporoblasten getrennt bleiben, und jede zu frühe Verschmelzung vermieden wird; daß 2. die wenigen nicht kopulierenden Sporoblasten in den Cysten, wo eine typische Kopulation stattfindet, zugrunde gehen, und daß 3. die Kopulation in der Cyste ausgeblieben ist, in welcher ein Individuum zugrunde gegangen ist.“ Dieselben oder ähnliche Gründe gelten auch für andere Gregarinenformen.

Leider kann ich für *Clepsidrina ovata* keine bestimmten Angaben machen. Gewiß bleiben auch hier die beiden Tiere der Cyste bis zur völligen Ausbildung der Sporoblasten getrennt, bei meinen Beobachtungen am Lebenden habe ich aber niemals eine Bewegung der Sporoblasten gesehen — abgesehen von der später erfolgenden allmählichen Wanderung der durch die Konjugation entstandenen Gebilde, der Amphionten —, und auch SCHNEIDER erwähnt nichts davon (wohl aber bei *Stylorhynchus*). Dieses sowohl, als auch der Umstand, daß der Zwischenraum zwischen Cystenhülle und Cystenkörper gewöhnlich so eng ist, daß ein Hinüberwandern der Sporoblasten der einen Cystenhälfte in die andere, oder nach dem Ausdruck SCHNEIDER's eine „dause des sporoblastes“ wohl kaum stattfinden kann, scheint mir sogar gegen die genannte Annahme zu sprechen.

Schon bald nach der Konjugation beginnen die Amphionten in das Innere des Cystenkörpers einzuwandern. Ein ganz gleichmäßiges Einwandern ist wegen Platzmangels nicht möglich, und so drängen sich denn an manchen Stellen einzelne vor, denen andere in breiterer Anordnung folgen. Bei fortschreitender Wanderung verwischt dieses Bild wieder, und die Amphionten liegen dann zerstreut im ganzen Cystenkörper mit Ausnahme der peripheren Schicht.

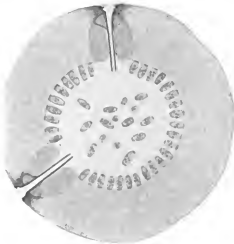
Während dieser Wanderung erfolgt die Teilung des Amphiontenkernes in 8 Kerne und zwar durch eine typische Mitose, die der früher beschriebenen, die Kerne der Sporoblasten liefernden ganz ähnlich ist. — Nachdem schon gleich zu Beginn der Wanderung der Kern sich in der Richtung der Längsachse des Amphionten bedeutend gestreckt hat (Fig. 10a), bildet er bald darauf eine Spindel mit deutlich sichtbaren Centrosomen (Fig. 10b). Die Äquatorialplatte besteht aus mehreren runden Körnchen, die sich im Dyasterstadium schleifenförmig verlängern (Fig. 10c). Nach vollendeter Teilung liegen die beiden Kerne an den Enden des Amphionten und machen dort ein kurzes Ruhestadium durch (Fig. 10d), während dessen das Chromatin in Form von kleinen Körnchen peripherisch

angeordnet ist. Dann erfolgt eine neue Teilung (Fig. 10 e, f), wodurch 4 Kerne entstehen, die wieder während einer kurzen Ruhezeit das Chromatin peripherisch gelegen aufweisen (Fig. 10 g). Vielfach sind bei dieser Mitose die Spindelachsen senkrecht zur Längsachse des Amphionten gestellt. Eine dritte Teilung liefert 8 Kerne (Fig. 10 h, i).

Die Amphionten umgeben sich nun mit einer doppelten Hülle, der Epispore und Endospore, und gehen damit in das Sporocystenstadium über (Fig. 10 k, l). Die Ausbildung der Hüllen kann jedoch auch schon früher stattfinden. So fand ich sie z. B. schon bei Amphionten mit 4 Kernen vor.

Jeder der 8 Kerne einer Sporocyste sondert jetzt eine Cytoplasmapartie um sich ab, die dadurch gebildeten Körperchen sind die Sporozoite (Fig. 10 l).

Indem die Amphionten bzw. die Sporocysten sich in der Mitte der Cyste immer mehr zusammendrängen, wird der Cystenkörper dort ganz verdrängt. Selbständig zieht sich dieser dann nach der Peripherie zu noch weiter zusammen, denn immer ist der entstehende



Textfig. 3. Vergr. 336.

Hohlraum größer, als zur Aufnahme der Sporocysten erforderlich ist. In ihm liegen die Sporocysten zum Teil vollkommen frei, zum Teil sind sie in radiärer Anordnung an die periphere Cytoplasmamasse festgeheftet (Textfig. 3).

Innerhalb dieser im Schnitt kreisringförmigen Cytoplasmamasse

(Restmasse) entstehen die von SCHNEIDER als Sporodukte bezeichneten Gebilde, durch die nach Eintreten der Cystenreife die Sporocysten auf eine später anzugebende Weise nach außen gelangen. Die allmähliche Ausbildung derselben habe ich nicht verfolgen können, und ich muß mich deshalb auf die Beschreibung der fertigen Sporodukte beschränken (Fig. 13, 14, 15, 16).

Von der der Cytoplasmamasse aufliegenden Haut aus läuft ein ziemlich dickes Röhrchen in radiärer Richtung in das Innere der Cyste, gewöhnlich aus der Restmasse heraus noch etwas in den inneren Hohlraum hineinragend. Nach SCHNEIDER soll die Haut, die sog. Sporoduktenhaut, eine Neubildung sein, die nach Anflösung der Cystenhülle entsteht. Ich möchte eher annehmen, daß es die Cysten-hülle ist, die nach Verschwinden der Amphionten von der Oberfläche des Cystenkörpers sich dem Restkörper anlegt.

Das Röhrchen ist nicht überall von gleichmäßiger Weite, sondern verbreitert sich nach der Anheftungsstelle zu und bildet dort mehr oder weniger starke, gelenkartige Einknickungen. Man unterscheidet in seiner Wand deutlich zwei Schichten. Die äußere besteht aus einer zähen homogenen gelblichen Masse, die innere, zartere, enthält kleine, sich mit HEIDENHAIN'scher Färbung stark schwarz färbende Gebilde, die im optischen Schnitt T-förmig erscheinen und in regelmäßiger Anordnung so liegen, daß das längere Stäbchen des T senkrecht zu den Wänden steht, das kürzere (in Wirklichkeit ein kleines rundes Plättchen) parallel und nahe der inneren Wand liegt. Nur nach der Anheftungsstelle zu entbehrt die Schicht dieser Stäbchen, dagegen erscheint sie dort wie durch eine sekretartige Masse gefärbt. Nach außen ist das Röhrchen durch ein feines Häutchen geschlossen. Bisweilen sieht man darunter noch ein feines netzartiges Maschenwerk (Fig. 13).

Um das Röhrchen herum ist Cytoplasma der Restmasse in eigentlicher Weise differenziert. Man kann darin drei Zonen unterscheiden. Die größte derselben, die von der inneren Grenze der cytoplasmatischen Restmasse bis zu ungefähr  $\frac{2}{3}$ -Höhe des Röhrchens reicht, ist ein dichtmaschiges Plasmagebiet von sarkartiger Form. Einerseits ist es gegen das Röhrchen hin durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, andererseits ist es von der umgebenden Cytoplasmamasse eben durch die engere Struktur zu unterscheiden. Im Querschnitt erscheint es kreisringförmig (Fig. 14). Das diese Zone nach dem Röhrchen zu begrenzende Häutchen biegt am oberen Ende der Zone um, fügt sich allmählich dem Röhrchen fest an und läuft dann an ihm entlang.

Als zweite Zone schließt sich ein Gebiet an, das zwar auch engmaschiges Cytoplasma enthält, aber meist ganz oder doch größtenteils so mit einer sekretartigen, homogenen Masse überladen ist, daß die Struktur nicht zu erkennen ist. Dieses Gebiet reicht ungefähr bis zu den gelenkartigen Ausbildungen des Röhrchens.

Die dritte sich anschließende Zone umfaßt den obersten Teil des Röhrchens und besteht aus einer außerordentlich dichten Cytoplasmamasse, die sich stark färbt. Sie ist gegen die Restmasse nicht scharf abgegrenzt, sondern geht allmählich in sie über. Sie hat wohl den Zweck, der Anheftungsstelle des Röhrchens festen Halt zu geben (Fig. 13).

Sobald die Cyste völlig gereift ist, wird das Röhrchen nach außen umgestülpt, indem dabei die Gallerthülle durchbrochen wird (Fig. 15). Teile der umgebenden Cytoplasmazonen, besonders der oberen und mittleren, werden (wie die Fig. 15 am besten erläutert) etwas nach außen mitgerissen und bewirken eine gewöhnlich vorhandene kleine Verdickung an der Basis des Röhrchens, die SCHNEIDER Veranlassung gab, zwischen einem *article basilaire* und *article terminal* des Sporodukten zu unterscheiden. Auf dem so gebildeten Ausweg gelangen die Sporocysten, zu einer langen Kette verbunden, ins Freie. Diese Aneinanderheftung erfolgt wahrscheinlich erst während des Durchganges. Die erwähnten sekretartigen Massen mögen dabei eine Rolle spielen (Fig. 15).

Im ausgestülpten Zustande des Sporodukten ist die dann außen liegende Stäbchenschicht des Röhrchens besonders deutlich, da sie sich jetzt etwas ausgeweitet hat (Fig. 15). Die T-förmigen Stäbchen derselben sind in Fig. 16, die einen Querschnitt durch das Röhrchen darstellt, stärker vergrößert gezeichnet.

Was die Ursache der Umstülpung betrifft, so ist darüber Genauer schwer zu entscheiden. Sicher wird ein in der Cyste auftretender Überdruck dieselbe veranlassen.

---

## VI. Solitäre Encystierung.

### Ein eigentümlicher Cystenunterschied.

Nach den Untersuchungen SCHNEIDER's kommt bei *Clepsidrina ovata* außer der gewöhnlichen Encystierung, bei der sich zwei zu einem Sycygium vereinigte Tiere einkapseln, auch eine solitäre Encystierung vor. Die nur ein Tier enthaltenden Cysten sollen sich

dadurch von den gewöhnlichen unterscheiden, daß sie von geringerer Größe sind und nur eine Hülle, und zwar eine Gallerthülle, auscheiden, die im Gegensatz zu der der anderen eine konzentrische Streifung aufweise. Die näheren Vorgänge, welche sich bei einer solitären Encystierung abspielen, konnte SCHNEIDER jedoch bei dieser Form nicht verfolgen.

Leider bin auch ich nicht in der Lage, Genauerer anzugeben. Immerhin scheinen eine Bestätigung der SCHNEIDER'schen Beobachtung die Befunde zu sein, daß einige Gregarinen sich mehr oder weniger abgerundet und dabei ihr Protomerit in das Deutomerit eingezogen hatten (Textfig. 2), und daß in jungen Cysten mit 16 bis 20 Tochterkernen (Fig. 12) auch nicht die geringste Andeutung einer Scheidewand vorhanden war, die sonst bei den Cysten doch wenigstens in einzelnen Überresten noch bis in das Sporoblastenstadium die Grenze zwischen den beiden encystierten Tieren anzeigt. Die nähere Beschaffenheit der Cystenhüllen konnte auf den Präparaten nicht studiert werden, weil sie durch die Konservierung stark verändert waren.

Als besondere Eigentümlichkeit der Spezies *Clepsidrina ovata* erwähnt SCHNEIDER in seinen Arbeiten aus den Jahren 1873 u. 75, daß unter den Cysten eine spezifische Differenz insofern bestehe, als die in den einen gebildeten Sporocysten (nach SCHNEIDER „Sporen“) und dementsprechend auch die Sporodukte sehr klein seien im Vergleich zu den der anderen. Er unterscheidet deshalb zwischen Mikro- und Makrosporen, hebt aber ausdrücklich hervor, daß er trotz dieser Verschiedenheit alle Cysten als zu derselben Spezies gehörend betrachte. Die beiden Cystenformen fanden sich jedoch nicht gleich häufig, sondern die mit Makrosporen waren nur Ausnahmen (unter mehreren hundert untersuchten Cysten nur 4).

Auch bei meinen Untersuchungen konnten zwei verschiedene Cystenformen konstatiert werden, die sich durch die Größe der in ihnen gebildeten Elemente, und zwar nicht nur der Sporocysten, sondern auch, diesen entsprechend, der Sporoblasten und Amphionten, unterscheiden. Im Gegensatz zu SCHNEIDER fand ich jedoch unter mehreren hundert untersuchten Cysten solche mit kleinen Elementen nur ganz vereinzelt (nämlich 8). Die kleinen Elemente stehen in demselben Verhältnis zu den größeren, wie die SCHNEIDER'schen Mikrosporen zu den Makrosporen (Fig. 11a—g). Leider sind bei seinen Abbildungen keine Vergrößerungszahlen angegeben. Es scheint jedoch aus den Figuren (durch Vergleich der Sporocysten mit dem Umfang der Cyste) mit ziemlicher Sicherheit hervorzugehen, daß

die SCHNEIDER'schen Mikrosporen mit den von mir beobachteten größeren Sporocysten identisch sind. Dafür spricht ja auch der Umstand, daß, ebenso wie unter den von SCHNEIDER untersuchten Cysten, die, welche Mikrosporen lieferten, an Zahl bedeutend überwogen, also wohl die normalen waren, auch unter den von mir beobachteten die, in denen sich die größeren Sporocysten (bzw. Sporoblasten oder Amphionten) entwickelten, die Mehrzahl bildeten und deshalb ebenfalls die normalen zu sein scheinen. Demnach wären die Größenunterschiede noch viel beträchtlicher als nach den Beobachtungen SCHNEIDER's anzunehmen war. [Es sind also zu unterscheiden: 1. die Makrosporen SCHNEIDER's, von mir nicht beobachtet; 2. die Mikrosporen SCHNEIDER's, identisch mit den von mir beobachteten größeren Sporocysten; 3. die von mir beobachteten, von SCHNEIDER nicht gesehenen, sehr kleinen Sporocysten.]

Wegen der geringen Anzahl der Cysten mit kleinen Elementen konnten an ihnen die einzelnen Vorgänge des Fortpflanzungsprozesses von mir nicht eingehend studiert werden. Es beweisen jedoch schon die wenigen Präparate daß einerseits die Sporoblasten, Amphionten und Sporocysten genau wie die entsprechenden größeren Elemente gebant sind, daß andererseits auch in ihnen dieselben Vorgänge stattfinden, wie in jenen. Die Figuren 11a—g zeigen dieses ohne weiteres.

Geringere Größendifferenzen wieder kommen sowohl unter den kleinen, als auch unter den großen Elementen vor. Man könnte dieses vielleicht als eine Bestätigung der von BÜTSCHLI in „BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs“ ausgesprochenen Vermutung ansehen, daß Übergangsstufen zwischen Makro- und Mikrosporen vorhanden seien, und deshalb für diese Unterscheidung kein Grund vorliege. Mir scheint es jedoch wahrscheinlicher zu sein, daß die großen Unterschiede durch ganz besondere Gründe, vielleicht z. B. durch die solitäre bzw. die gewöhnliche Encystierung, veranlaßt werden. Eine kurze Bemerkung SCHNEIDER's spricht auch für diese Ansicht. Nach dieser zeigten nämlich die vier von ihm beobachteten Cysten mit Makrosporen alle die Eigenschaften der nur ein Tier enthaltenden Cysten. Daß jedoch die solitäre Encystierung noch kein hinreichender Grund für die Ausbildung der Makrosporen ist, geht daraus hervor, daß alle übrigen nur ein Tier enthaltenden Cysten, die SCHNEIDER beobachtete, die gewöhnlichen Mikrosporen lieferten.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Frage nach den Ursachen der Größenunterschiede der Sporoblasten, Amphionten und

Sporocysten endgültig nur durch neue Untersuchungen entschieden werden kann.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. KORSCHULT, sowie auch den Herren Privatdozent Dr. MEISENHEIMER und Dr. TÖNNIGES für die liebenswürdige Unterstützung bei meinen Arbeiten den herzlichsten Dank auszusprechen.

Marburg, Mai 1905.

### Literaturverzeichnis.

- BERNDT, A.: Beitrag zur Kenntnis der im Darne der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. I Heft 3 1902.
- BÜTSCHLI: Protozoen in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs 1880—82.
- CAULLERY et MESSIL: Sur une Grégarine colomique présentant, dans son cycle évolutif, une phase de multiplication asporulée. Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris 1898.
- —: Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. Arch. Anat. Micr. P. 3 Paris 1900.
- CUÉNOT, L.: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. XVII 1901.
- DZIEWECKI: Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens. Arch. f. Protistenk. Bd. III 1904.
- GOLDSCHMIDT, R.: Untersuchung über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXI 1902.
- HERTWIG, R.: Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. 1903.
- LÉGER, L.: Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères. Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. Paris 1900, oder Compt. Rend. d. l. Soc. de Biol. Paris 1900.
- : La reproduction sexuée chez les *Ophryocystis*. Compt. Rend. d. l. Soc. d. Biol. Paris 1900.
- : La reproduction sexuée chez les *Stylorhynchus*. Arch. f. Protistenk. 1904.
- LÉGER et DUBOSQ: La reproduction sexuée chez *Pteroccephalus*. Arch. de Zool. expér. et génér. 1903.
- LÜHE, M.: Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Jena 1900.
- : Bau und Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. III 1904.
- MARSHALL, W. St.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Naturgesch. 59, I 1893.
- MRÁZEK, M.: Studia o Sporozoich J. Dělení jaderné a sporulace Gregarin. Vori. Mitteil. in Sitz.-Ber. k. Böhm. Ges. Wiss. 1899 Nr. XXV.
- NUSSBAUM, J.: Über die geschlechtliche heterogame Fortpflanzung einer im Darmkanale von *Henlea leptod.* Vejd. schmarotzenden Gregarine *Schandinnella henlea mihl.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV Heft 2 1903.
- PÄHLER, F.: Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina ovata*. Arch. f. Protistenk. Bd. IV 1904.
- PROWAZEK, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. I 1902.



- SCHNEIDER, A.: Sur quelques points de l'histoire de genre *Gregarina*. Arch. Zool. expér. et génér. 1873.  
 —: Contribution a l'histoire des grégaires des invertébrés a Paris et Roscoff. Arch. Zool. expér. et génér. 1875.  
 —: Sur les spores de *Clepsidrina ovata*. Tabl. zool. 1885.  
 SIEDLECKI, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidia*. Bull. intern. Ac. Sc. Cracovie 1899.  
 WOLTERS: Die Konjugation und Sporenbildung bei den Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII 1891.

### Tafelerklärung.

#### Tafel XVI n. XVII.

- Fig. 1. Altes Sycegiomstadium. Vergr. 250.  
 Fig. 2 u. 3. Kerne junger Cysten. Nukleolenerfall. Vergr. 850.  
 Fig. 4 u. 5. Kerne junger Cysten. Die erste Teilungsspindel. Vergr. 850.  
 Fig. 6. Beginnende Mitose von Tochterkernen im Innern des Cystenkörpers (ungefähr 10 Kerne in jeder Cystenhälfte). Vergr. 2500.  
 Fig. 7a—l. Die Mitose der an der Peripherie des Cystenkörpers liegenden Tochterkerne. Vergr. 2500.  
 Fig. 8a—m. Reduktionskörperbildung der Sporoblasten. Vergr. 2500.  
 Fig. 9a—d. Konjugation der Sporoblasten. Vergr. 2500.  
 Fig. 10a—l. Sporocystenbildung.  
     a—k die mitotische Teilung des Amphiontenkerns in 8 Teilkerne,  
     k u. l Amphionten mit einer bzw. zwei Hüllen,  
     l ausgebildete Sporocyste mit Sporozoiten. Vergr. 2500.  
 Fig. 12. Tochterkerne einer solitär encystierten Gregarine. Vergr. 850.  
 Fig. 11a—g. Die in einigen Cysten vorhandenen sehr kleinen Elemente: Sporoblasten a—c; Amphionten d u. e; Sporocysten f u. g; f α Längsschnitt, f β Querschnitt. Vergr. 2500.  
     In den Sporoblasten a—c Reduktionskörperbildung;  
     d entweder altes Konjugationsstadium oder Beginn der Teilung des Amphiontenkerns;  
     e Amphiont mit 4 Kernen in Ruhe. Vergr. 2500.  
 (Vgl. die entsprechenden Fig. 8, 9 10, welche bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind.)  
 Fig. 13. Ausgebildeter Sporodukt. Vergr. 850.  
 Fig. 14. Querschnitt durch den mittleren Teil desselben. Vergr. 850.  
 Fig. 15. Ausgestülpter Sporodukt. Vergr. 850.  
 Fig. 16. Querschnitt durch das angestülpte Röhrchen, mit den Tüfelförmigen Gebilden. Vergr. 2500.

# Protozoen-Literatur

1905. II. Teil. \*)

[Zusammengestellt vom Herausgeber.]

## Allgemeines.

- ALBRECHT, E.: Neue Beiträge zur Pathologie der Zelle. in: Verh. d. deutsch. path. Ges. 1904 v. 8 1905 p. 10—21.
- BEST: Über mikroskopische Eisenreaktion. in: Verh. d. deutsch. path. Ges. 1904 v. 8 1905 p. 147—149.
- BLANCHARD, R.: Zoologie et médecine. in: C. R. des Séances du VI. Congr. internat. de Zool. Genève (W. Kündig & fils) 1905 8° p. 42—54.
- : Les Monstiques, histoire naturelle et médicale. Paris (Rudeval) 1905 8° XIII 673 P. 316 Textfig. 20 M.
- CARNAT, P.: Maladies microbiennes en général. Paris (Baillière & fils) 1905 8° 239 p.
- FERETTI, U.: I protozoi in rapporto all' infezione; nota preventiva per lo studio di alcuni protozoi patogeni e dei loro agenti di trasmissione. in: Bollet. Soc. zool. italian. 2. ser. v. 5 1904 p. 259—265.
- GALLI-VALERIO, B.: Notes de parasitologie et de technique parasitologique. in: Centralbl. f. Bakter. Aht. I (Orig.) v. 39 H. 3 1905 p. 230—247. [Notizen über Hämosporidien und Trypanosomen.]
- HARTOG, M.: Die Doppelkraft der sich teilenden Zelle. in: Biol. Centralbl. v. 25 Nr. 11 1905 p. 387—391.
- HEKTOEN, L. & G. F. RUEDIGER: Studies in phagocytosis. in: Journ. of Infect. Dis. Chicago v. 2 1905 p. 128—141.
- JENNINGS, H. S.: The basis for taxis and certain other terms in the behavior of infusoria. in: Journ. Comp. Neurol. & Psychol. v. 15 1905 p. 138—143.
- LOEWENTHAL, W.: Neuere Veröffentlichungen über parasitierende und krankheits-erregende Protozoen. in: Berl. klin.-therap. Wochenschr. 1905 Nr. 18, 20, 21.

\*) I. Teil cf. diese Zeitschrift v. 6 H. 1 1905 p. 131—146.

- MARIKOVSKY, G. von: Immunisierungs- bzw. serotherapeutische Versuche bei Vergiftungen durch Gifte tierischer und pflanzlicher Herkunft. (Zusammenfassende Übersicht.) in: *Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I (Ref.)* v. 36 1905 p. 1—21.
- MASSART, J.: Considérations théoriques sur l'origine polyphylétique des modes d'alimentation, de la sexualité, et de la mortalité, chez les organismes inférieurs. in: *Bull. Jard. bot. Bruxelles* v. 1 Nr. 6 1905 p. 1—30. (Separat-abdruck.)
- MATHEWS, A. P.: A theory of the nature of protoplasmatic respiration and growth. in: *Biol. Bull.* v. 8 1905 p. 331—346.
- MAXWELL, S. S.: The effect of salt-solutions on ciliary activity. in: *Amer. Journ. Physiol.* v. 13 1905 p. 154—176.
- MESNIL, F.: Chromidies et questions connexes. in: *Bull. Inst. Pasteur* v. 3 1905 Nr. 8 p. 313—322 7 Textfig.
- : Aperçu sur l'hérédité dans les maladies à protozoaires. in: *Bull. Inst. Pasteur* v. 3 1905 Nr. 10 p. 1—8.
- METSCHNIKOFF, E.: La vieillesse. Paris (A. Davy) 1905 8° 36 p.
- NITTIS, J. DE: Les maladies infectieuses et l'hérédité. in: *Presse méd.* v. 1 1905 p. 67.
- NOCHT: Neneres über Protozoen als Krankheitserreger. (Vortrag in d. Biol. Abt. d. ärztl. Ver. zu Hamburg am 1. März.) cf. *Münch. med. Wochenschr.* v. 52 Nr. 18 1905 p. 883—885.
- PARKER, G. H.: The reversal of ciliary movement in metazoans. in: *Amer. Journ. Physiol.* v. 13 1905 p. 1—9.
- PROWAZEK, S.: Zelleben und Osmose. in: *Wien. klin. Rundschau* v. 19 1905 p. 170.
- SCHULZ, E.: Über Verjüngung. in: *Biol. Centralbl.* v. 25 Nr. 14 1905 p. 465—473.
- ZIEGLER, E.: Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie für Ärzte und Studierende v. 1. 11. Aufl. Jena (Gustav Fischer) 1905 8° 820 p.

### Mikroskopische Technik.

- BELLIENI: Méthode pratique et simplifiée de microphotographie. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 58 1905 p. 339—343.
- CAULLERY M. & A. CHAPPELLIER: Un procédé commode pour inclure dans la paraffine des objets microscopiques. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 58 1905 p. 454.
- DAVIDSOHN, C.: Vorzüge der Kresylviolett-färbung. in: *Verh. d. deutsch. path. Ges.* 1904 v. 8 1905 p. 150—152.
- FUEHRMANN, F.: Über einen Universal-Paraffineinbettungsthermostaten. in: *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.* v. 21 1905 p. 462—467 2 Textfig.
- GALLI-VALERIO, B.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- GIEMSA, G.: Coloration des Protozoaires. in: *Ann. Inst. Pasteur* v. 22 1905 p. 346—350.
- GUILLOZ, T.: Détermination de la grandeur réelle des objets des les photomicrographies. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 58 1905 p. 343.
- KLEMENSIEWICZ, R.: Die mikroskopische Einrichtung für ultraviolette Licht und das Ultramikroskop. in: *Mitteil. Ver. d. Ärzte in Steiermark* v. 13 1905 p. 29—32.
- LÖFFLER: Demonstration des Ultramikroskopes. in: *Deutsche med. Wochenschr.* Jahrg. 31 1905 p. 285

- MARINO, F.: An sujet de la coloration des protozoaires (réponse à l'article de M. Giemsa). in: Ann. Inst. Pasteur v. 19 1905 p. 351—352.
- MICHAELIS, L.: Ultramikroskopische Untersuchungen. in: Virchow's Arch. f. path. Anat. v. 129 1905 p. 145—208 1 Taf.
- PREISSER, J.: Ein Mikroskopierschirm. in: Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. v. 21 1905 p. 467—469.
- RIES, J.: Ein erschütterungsloses Stativ für Mikrophotographie. in: Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. v. 21 1905 p. 475—478 5 Textfig.

## I. Kl.: *Sarcodina*.

### I. Subkl.: *Rhizopoda*.

[Hierbei Literatur über Amöben-Dysenterie.]

- ALBU, A.: Zur Kenntnis der sporadischen einheimischen Dysenterie. in: Arch. f. klin. Med. v. 56 1905 p. 432—448.
- BILLET, A.: Eosinophilie dans la dysenterie amibienne. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 874—876.
- DOPTER, C.: Effets expérimentaux de la toxine dysentérique sur le système nerveux. in: Ann. Inst. Pasteur v. 19 1905 p. 353—366 Taf. 12.
- : Sur quelques points relatifs à l'action pathogène de l'amibe dysentérique. in: Ann. Inst. Pasteur v. 19 1905 p. 417—425 Taf. 13.
- FAURÉ-FREMIET, E.: Sur une sécrétion interne chez les *Cochliopodium pellucidum*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 905—907.
- HAMBURGER, C.: Zur Kenntnis der *Donnaliella salina* und einer Amöbe aus Salinenwasser von Cagliari. in: Arch. f. Protistenk. v. 6 H. 1 1905 p. 111—130.
- LISTER, J. J.: On the Dimorphism of the English Species of Nummulites, and the Size of the Megalosphaera in Relation to that of Microspheric and Megalosphaeric Tests in this genus. in: Proceed. Royal Soc., Ser B v. 76 1905 p. 298—319 Taf. 3—5.
- MCSORAVE, W. E. & M. T. CLEGG: Amebas: Their Cultivation and Etiological Significance. in: Journ. of Infect. Disens. v. 2 1905 p. 334—350 Taf. 12.
- OLIVEIRA, O. DE: La dysenterie amibienne chez l'enfant. in: Arch. de méd. d. enf. v. 8 1905 p. 193—213.
- PENARD, E.: Les Amibes et le genre *Amoeba*. in: Revue Suisse de Zool. v. 13 fasc. 1 1905 p. 401—409.
- PINGY: Amibo-diaséoses des Acrasiées. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 769.
- : Rôle des bactéries dans le développement du *Plasmodiophora brassicae*, Myxomycète parasite produisant la hernie du chou. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 1010—1012.
- PROWAZEK, S.: Über den Erreger der Kohlhernie, *Plasmodiophora brassicae* und die Einschlüsse in den Karzinomzellen. in: Arb. a. d. kais. l. Gesundheitsamte v. 22 1905 p. 336—410 1 Taf.
- SCHUBOTZ, H.: Beiträge zur Kenntnis der *Amoeba blattae* (BÜTSCHLI) und *Amoeba proteus* (PALL.). in: Arch. f. Protistenk. v. 6 H. 1 1905 p. 1—46 Taf. I—II.

### II. Subkl.: *Hellzoa*.

### III. Subkl.: *Radiolaria*.

- HÄCKER, V.: Über die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes. Nebst einem Anhang: Die Phaeosphaerien der Valdivia- und

Gauß-Ausbente. in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. v. 39 1904 p. 561—648  
28 Textfig.

## II. Kl.: *Mastigophora*.

### I. Subkl.: *Euglenata*.

[Hierbei die Literatur über Trypanosomen-Krankheiten.]

- BALDREY, F. E. W.: Dourine. in: Journ. Comp. Pathol. & Therap. v. 18 1905 p. 1—22.
- BERGERET & BOSIN: Un cas de dourine par contagion de la jument à l'homme. in: Lyon méd. v. 104 1905 p. 622—625.
- BLANCHARD, L. F.: Sur la phylogénie des trypanosomes. in: Dauphiné méd. Grenoble v. 29 1905 p. 32—34.
- BOERL, G.: Le malattie da tripanosomi. in: N. riv. clin.-terap. Napoli v. 8 1905 p. 13—19.
- BAUMPT, E. & WURTZ: Note sur le traitement de la maladie du sommeil expérimentale par l'acide arsénieux et le Trypanrot. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 61—63.
- COPLIN, W. M. L.: Trypanosoma diseases. in: Proc. Path. Soc. Philadelphia v. 7 n. ser. 1904 p. 242.
- DELHEM: Note sur les réactions électriques dans deux cas de maladie du sommeil. in: Bull. off. Soc. franç. d'électrothér. v. 13 1905 p. 56.
- DIAS DE SÁ: Mais um caso de trypanosomíase n'um individuo de raça branca. in: Porto medico 1905 Nr. 2.
- DUFONT, H.: Contribution à l'étude de la maladie du sommeil. in: Ann. Soc. méd.-chir. d'Anvers v. 10 1905 p. 42.
- FENCK: Les trypanosomes et la maladie du sommeil. in: Bull. Soc. roy. d. sci. méd. et nat. de Bruxelles v. 63 1905 p. 15—20.
- GALLI-VALERIO, B.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- GIBSON, A.: Two cases of trypanosomiasis. in: Journ. comp. Pathol. & Therap. v. 18 1905 p. 79.
- HAMBURGER, C.: cf. sub Rhizopoda.
- HARVEY, D.: Report on a case of experimental sleeping sickness in a Monkey (*Macacus rhesus*). in: Journ. Roy. Army Med. Corps v. 4 1905 p. 621—627.
- KUGELBERG, F.: Sömnssjukan i Centralafrika och nyare forskningar rörande densamma. in: Upsala Läkareför. Förh. n. f. v. 10 1905 p. 97—104.
- LAVERAN, A.: Sur un cas de trypanosomíase chez un blanc. in: Semaine médicale 1905 Nr. 18 p. 213.
- : Paludisme et Trypanosomíase. Nouveau Traité de Médecine et de Thérapeutique Fasc. V Paris (J. B. Baillière) 1905 124 S.
- LEVADITI & SEVIN: L'influence des sérums normaux des mammifères et des oiseaux sur le *Trypanosoma padanae*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 694—695.
- : Mécanisme de l'immunité naturelle des mammifères et des oiseaux vis-à-vis du *Trypanosoma padanae*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 695—696.
- LEWIS, J. & H. U. WILLIAMS: The results of attempts to cultivate trypanosome from frogs. in: Am. Med. Philadelphia v. 9 1905 p. 491.
- MAÑUECO, E.: Enfermedades producidas por tripanosomas. in: Rev. españ. d. sífil. y dermat. v. 7 1905 p. 49—61.

- MAYER, M.: Experimentelle Beiträge zur Trypanosomeninfektion. in: Zeitschr. f. exper. Pathol. u. Therap. v. 1 1905 p. 539—546.
- MONTÉL, R.: Trypanosome d'un poisson de Cochinchine. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 1016—1017 1 Textfig.
- MOTT, F. W.: Observations on the Brains of Man and Animals infected with Various Forms of Trypanosomes. Preliminary Note. in: Proceed. Royal Soc. Ser. B. v. 76 1905 p. 235—242.
- MURRAY, G.: On a New Rhadospore. in: Proceed. Royal Soc. Ser. B. v. 76 1905 p. 243—244 1 Textfig.
- NISSLE, A.: Beobachtungen am Blut mit Trypanosomen geimpfter Tiere. in: Arch. f. Hyg. v. 53 1905 H. 3 p. 189—203.
- NOVY, F. G. & W. J. MACNEAL: On the trypanosomes of birds. in: Journ. Infect. Disens. v. 2 1905 p. 250—308 11 Taf.
- PERRIN, W. S.: A Preliminary Communication on the Life History of *Trypanosoma Balbiani*. in: Proceed. Royal Soc. Ser. B. v. 76 1905 p. 368—375 4 Textfig.
- PFEIFFER, E.: Über eine trypanosomenähnliche Infektion im Darm von *Melophagus ovinus*. (Vortrag in d. Biol. Abt. d. ärztl. Ver. zu Hamburg am 1. März. cf. Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 19 1905 p. 885.
- : Über trypanosomenähnliche Flagellaten im Darm von *Melophagus ovinus*. in: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. v. 50 1905 H. 2 p. 324—330 1 Taf.
- PROWAZEK, S.: Studien über Säugetiertrypanosomen. I. in: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte v. 22 1905 45 S. 6 Taf. 1 Textfig. (Separat Preis 6 Mk.)
- ROGER, S. et GREFFULHE: Sur une Trypanosomiasis observée en Algérie. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 826—827.
- SANDER, L.: Die Teetsen (Glossinæ WIEDEMANN). in: Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. v. 9 1905 Nr. 5 p. 193—218 1 Taf. 25 Textfig. (Wird fortges.)
- SEROENT, Ed. & Et.: Evolution des Hématozoaires de l'*Athene noctua*, d'après F. SCHAUDINN. Recherches expérimentales. in: C. R. des Séances du VI. Congr. internat. de Zool. Genève (W. Kündig & fils) 1905 8° p. 384—388.
- SILVA GARCIA, F. DA: Apontamentos sobre a etiologia e tratamento da doença do sombo. in: Med. mod. Porto v. 12 1905 p. 283—290.
- STENITZER, R. v.: Über Trypanosomen. in: Wien. med. Wochenschr. v. 55 1905 Nr. 18 p. 873—877, Nr. 19 p. 942—945.
- THIROUX: Sur un nouveau trypanosome de la souris domestique (*Mus musculus*). in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 885—887 2 Textfig.
- THOMAS, W. W.: Some experiments in the treatment of Trypanosomiasis. in: Brit. med. Journ. Nr. 2317 1905 p. 1140.
- VASSAL, J. J.: Sur un nouveau Trypanosome aviaire. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 1014—1016 1 Textfig.
- WILLEMS, É.: De la maladie du sommeil. in: Bull. Soc. roy. d. sci. méd. et nat. de Bruxelles v. 63 1905 p. 10—12.
- ZIEMANN, H.: Nachtrag zum Beitrag zur Trypanosomenfrage. in: Centralbl. f. Bakteriell. Abt. I (Orig.) v. 38 1905 H. 6 p. 662.

## II. Subkl.: *Choanoflagellata*.

## III. Subkl.: *Cystoflagellata*.

## IV. Subkl.: *Dinoflagellata*.

III. Kl.: *Sporozoa*.I. Subkl.: *Telosporidia*.I. Ordn.: *Gregarinida*.

CRAWLEY, H.: The Movements of gregarines. in: Proceed. Acad. Natural. Soc. Philadelphia 1905 p. 89—99.

II. Ordn.: *Coccidiida*.III. Ordn.: *Haemosporidiida*.

[Hier die Literatur über Malaria, Piroplasmose und ähnliche Krankheiten.]

- ABBOTT, S. H. L.: Some remarks on malaria prophylaxis. in: Indian med. Gaz. v. 40 1905 Nr. 5 p. 173—174.
- ADIE, J. R. & A. ALCOCK: On the Occurrence of *Anopheles* (*Myzomyia*) *Listoni* in Calcutta. in: Proceed. Royal Soc. ser. 15 v. 76 1905 p. 309—312.
- ALVARO, G.: La malaria nell' esercito nell' anno 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 461—496.
- ANGENY, G. L.: Report on the malarial fevers prevalent at Camp Elliott, Panama. in: Rep. Surg. Gen. Navy Washington 1904 p. 257—260.
- ASHLEY-EMILE, L. E.: Treatment of malarial fever by intramuscular injections of quinine. in: Journ. Trop. Med. v. 8 1905 p. 117.
- BAELDE, C. H. L.: Malaria plasmodiën in het bloed van oogenoehijkelijk gezonde personen. in: Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. v. 41 Deel 1 1905 p. 1048—1050.
- BALFOUR, A.: A third stage in the sexual cycle of the *Haemogregarina* of *Jerboas*. in: Brit. med. Journ. Nr. 2320 1905 p. 1330.
- BARBAOALLO, P.: La profilassi chininica della malaria nel Piana di Catania. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 577—586.
- BASCHIERI-SALVADORI, G.: Di un caso di subcontinua pneumonica il cui decorso fu attraversato da un attacco di pernicioso delirante. in: Gazz. med. di Roma v. 31 1905 p. 1—6.
- BASSEWITZ, B. VON: Wie schützen wir uns gegen Malaria, Gelbfieber, Filariose etc. in: Arch. f. Schiff- u. Tropenhyg. v. 9 1905 p. 219—226.
- BASSU, E.: Considerazioni sopra un caso di pernicioso comitata pura emorragica. in: Gazz. degli osped. v. 26 1905 p. 171.
- BENTLEY, C. A.: Preliminary note upon a leucocytozoen of the dog. in: Brit. med. Journ. 1905 Nr. 2314 p. 988—989 2 Textfig.
- BILLET, A.: Erythème rubéoliforme de nature paludéenne. in: Bull. et mém. Soc. méd. d. hôp. de Paris 3. sér. v. 22 1905 p. 155—157.
- : Sur une forme particulière de l'hématozoaire du paludisme décrite par Ed. et Ét. Sergeant. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 720—722.
- BINDI, F.: Su di un caso di *terzana* primitiva locale in Casentino. in: Policlinico v. 12 1905 p. 139.
- : Edema acuto circoscritto in malarico. in: Gazz. degli osped. v. 26 1905 p. 202—206.
- BLANCHARD, R.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.

- BOCCANERA, T.: L'opéra antimalarica dei medici del Suburbio e dell' Agro Romano nell' anno 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 349—364.
- BONNETTE: Le paludisme à l'île de la Réunion. in: Ann. d'hyg. et de méd. col. v. 8 1905 p. 483—485.
- BORDONI-UFFREDUCCI & BETTINETTI: La distribuzione del chinino di Stato, a scopo preventivo e curativo, nella zona malarica del Comune di Milano, nell' anno 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 267—274.
- BORNE, E. W. K. VON DEM: De Schüffnersche stippeling der roode bloedlichaampjes bijde infectie met plasmodium vivax. in: Geneesk. Tijdschr. voor Nederl.-Indie Deel 44 1905 Afl. 1 p. 1—14.
- BOUET: La doctrine anophélienne et le paludisme en Émyone (Madagaskar). in: Ann. d'hyg. et de méd. col. v. 8 1905 p. 386—409.
- BOYÉ, L.: La minéralisation du plasma sanguin dans le traitement de la fièvre bilieuse hémoglobinnrique. in: Ann. d'hyg. et de méd. colon. v. 8 1905 p. 250—256.
- BRIGNONE, E. & V. C. ALZONA: La malaria in provincia di Alessandria. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 188—196.
- BROWNE-MASON, H.: A case of malaria (malignant tertian) complicated with temporary aphasia. in: Journ. Roy. Army Med. Corps v. 4 1905 p. 648—650.
- CAMPEGGIANI, M.: La profilassi Antimalarica nella bassa valle dell' Arno e del Tevere nel 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 365—396.
- CARDARELLI: L'infantilismo malarico. in: Gazz. internaz. di med. Napoli v. 8 1905 p. 59—61.
- CARDUCCI, A.: Sulla cura e sulla causa delle recidive nella malaria. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 27—38 1 Taf.
- CASAORANDI, O.: Isolisi ed antolisi nel sangue degli animali e dell' uomo malarici. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 55—76.
- CASAORANDI, O. e P. BARBAGALLO: Sulla trasmissibilità dell' infezione alteridica per mezzo del sangue infetto. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 39—54.
- CELEBRINI, E. DE: Relazione della campagna antimalarica nel litorale austriaco nell' anno 1904. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 139—160.
- CELLI, A.: La malaria in Italia durante il 1904. Ricerche epidemiologiche e profilattiche in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 623—666.
- CLAUDE: Incubation du paludisme. in: Le Caducée v. 5 1905 p. 61.
- CLEMENS, J. R.: The diagnosis of malaria by the finding of pigmented white corpuscles in unstained blood films. in: Medic. News New York v. 86, 1905 p. 397.
- COSTE, N. F. T.: Note relative au réveil du paludisme en Algérie et particulièrement dans la région d'Arzew en 1904. in: Arch. de méd. et pharm. mil. v. 45 1905 p. 339—346.
- CRONQVIST, J.: Das Weichselfieber im Kindesalter. in: Heilkunde Berlin 1905 p. 10—14.
- CROPPER, J.: Note on a form of malarial parasite found in and around Jerusalem. in: Journ. trop. Med. v. 8 1905 Nr. 9 p. 132—133 1 Textfig.
- DUNBAR, A. W.: Report on cases of malarial fever occurring on board the U. S. S. Wyoming. in: Rep. Surg.-Gen. Navy Washington 1904 p. 243.



- ERMONDSON, J. J.: The hypodermatic use of quinine in malaria. in: Med. Bull. Philadelphia v. 27 1905 p. 134—136.
- FILIPPINI, A.: La malaria nel Bresciano. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 173—188.
- FOSTANA, La campagna antimalarica del 1904 nelle strade ferrate della Sicilia. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 543—552.
- GAOLIO, G.: Sulla iniezione ipodermica del cloridrato di chinina con aretano. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 77—86.
- GALLI-VALERIO, B.: cf. sub Protozoa, Allgemeines.
- : La lotta contro la malaria in Valtellina. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 161—166.
- : Il focolaio malarico di Sorico e Gera. Ibid. p. 167—172.
- GALLI-VALERIO, B. e J. ROCHAZ DE JONOH: Studi e ricerche sui calicidi dei generi *Culex* e *Anopheles*. III. Memoria. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 1—26.
- —: Über die Wirkung von *Aspergillus niger* und *A. glaucus* auf die Larven von *Culex* und *Anopheles*. (Vorl. Mitteil.) in: Centralbl. f. Bakteriöl. Abt. I (Orig.) v. 38 1905 p. 174—177.
- GAUNET: Infection sanguine à forme de fièvre intermittente. in: Marseille méd. v. 42 1905 p. 132—142.
- GIUNTI, L.: Bonifica e profilassi antimalarica, durante gli anni 1900—1904 nella località Santa Maria in Acquas in provincia Cagliari. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 599—610.
- GRANDE, E.: Il metodo Parona nei tumori cronici di milza da malaria. in: Gazz. d. osped. v. 26 1905 p. 300.
- GROS, H.: L'infection palustre et son traitement. in: Arch. de Méd. navale v. 44 Nr. 7 1905 p. 33—61.
- ILLOWAY, H.: Some anomalous manifestations of malarial infection in children. in: Pediatrics New York, v. 17, 1905 p. 67—70.
- INSINNA, A. & E. MANZELLA: Terzo contributo allo studio della malaria in Sicilia. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 571—576.
- JAMES, S. P.: On a parasite found in the white corpuscles of the blood of dogs. in: Scient. mem. by officers of the med. a. san. departm. of the Governm. of India N. Ser. 1905 Nr. 14 12 S. 1 Taf.
- JANCSÓ, N.: Der Einfluß der Temperatur auf die geschlechtliche Generationsentwicklung der Malaria Parasiten und auf die experimentelle Malariaerkrankung. in: Centralbl. f. Bakter. Abt. I (Orig.) v. 38 1905 p. 650—662.
- JORDAN, E. O. & M. HEPPEMAN: Observations on the bionomics of *Anopheles*. in: Jour. of Infect. Disens. Chicago v. 2 1905 p. 56—69.
- KIONKA, H.: Die Chinintherapie bei Malaria. in: Zeitschr. f. ärztl. Fortbild. v. 2 1905 p. 108—111.
- KLEINE, F. K.: Die Ergebnisse der Forschungen ROBERT KOCH's über das Küstenfieber der Rinder und über die Pferdesterbe gelegentlich seiner letzten Expedition nach Südafrika. in: Deutsche med. Wochenschr. 1905 Nr. 23.
- LARRANCA, A.: Nove osservazioni sulla malaria di Trinitapoli nel 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 425—432.
- LAVERAN, A.: Sur une hémogrégarine des gerboises. in: C. R. Ac. Sci. Paris v. 141 1905 p. 295—298 9 Textfig.

- : Sur une hémamibe de *Testudo pardalis*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 59 Nr. 26 1905 p. 176—178 5 Textfig.
- : Sur une hémogregarine de *Varanus niloticus*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 59 Nr. 26 1905 p. 175—176 6 Textfig.
- : Contribution à l'étude des grandes hémogregarines des Grenouilles. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 59 Nr. 26 1905 p. 172—175 9 Textfig.
- : cf. sub *Eufflagellata*.
- LAVERAN, A. & NÈGRE: Sur un protozoaire parasite de *Hyalomma aegyptium*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 964—966 6 Textfig.
- LAY, E.: Profilassi clinica in Tenada (Sardegna). in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 611—623.
- LE RAY, E.: Du rôle de la végétation dans l'évolution du paludisme. Paris (A. Leroux) 1905 8° 625 S.
- MARTIRANO, F.: La profilassi della malaria nel mezzogiorno d'Italia durante il 1904. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 443—460.
- MORI, A.: La profilassi antimalarica nella tenuta di Castello della Pietra (Grosseto) nel 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 331—334.
- NICASTRO, C. G.: La malaria nel comune di Bovino (anno 1904). in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 411—424.
- NICOLLE, C. & C. COMTE, Sur le rôle possible de *Hyalomma aegyptium* dans l'infection hémogregarinienne de *Testudo mauritanica*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 1045—1046.
- OMODEI-ZORINI, C.: La campagna antimalarica nei paesi di Caudia Lomellina e Langosco (provincia di Pavia) nell'anno 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 255—266.
- PASCHEN, E.: Über Piroplasmose bei einheimischen Schafen. in: Hygien. Rundschau 1905 Nr. 11 cf. auch Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 18 1905 p. 885.
- PREZZA, F.: Studi sperimentali sulla profilassi antimalarica in risaia. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 217—254.
- POLETTINI, U.: La malaria nel Veronese durante l'anno 1901. Memoria IV. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6, 1905 p. 275—310.
- RAND, W. H.: Amyl nitrite in malaria. in: Amer. Med. v. 9 1905 p. 682.
- RAVICCINI, S.: La campagna antimalarica in provincia di Roma durante il 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 335—348.
- RICCI, T.: La campagna antimalarica del 1904 nelle ferrovie adriatiche. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 497—544.
- ROSSI, G.: Malaria e bonifiche del bacino inferiore del Sele. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 397—410.
- RUSS: Splenomegalie palusträ (splenā mobilā). in: Bull. Soc. d. méd. et nat. de Jassy v. 19 1905 p. 47, 65.
- SBACCHI, P.: Campagna antimalarica del 1904 sulla ferrovia sicula occidentale. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 553—570.
- SERAFIDI: Contribution à l'étude de l'incubation des fièvres palustres. in: Rev. de thérap. méd.-chir. Paris v. 72 1905 p. 149—155.
- SERVENT, ED. & ÉT.: cf. sub *Eufflagellata*.
- : Études épidémiologiques et prophylactiques du paludisme en Algérie, en 1904. in: Atti Soc. per gli studi della Malaria v. 6 1905 p. 105—138.
- SEROT, A.: La malaria in Calabria durante il 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 433—442.

- SIMMONS, C. D.: The plasmodium malariae outside the body of man, and the experiments, with deductions. in: New Orleans Med. & Surg. Journ. v. 57 1905 p. 793—797.
- SOLIANI, G.: La campagna antimalarica nella città e provincia di Mantova nel 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 311—320.
- SOMMI, E.: Sopra un caso raro di orbite malarica. in: Riv. crit. di clin. med. v. 6 1905 p. 235—238.
- SOULIÉ: Essai d'inoculation du paludisme au singe. in: Bull. méd. de l'Algérie v. 16 1905 p. 118.
- SPARKMANN, W. E.: Malarial hemoglobinnria, or hémorrhagic malarial fever. in: Therap. Gaz. Detroit 3. ser. v. 21 1905 p. 230.
- STRASSER, A. u. A. WOLF: Über Malaria-recidive. in: Wiener Klinik v. 31 1905 p. 105—114.
- TAFURI, N.: La malaria a Pachino. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 587—598.
- TEMPLE, R. C.: On some Administrative Measures taken against Malaria and Consumption in the Tropics. in: Journ. trop. Med. v. 8 1905 Nr. 15 p. 226—230.
- TUSINI, F.: Risaia e malaria e relativa profilassi nel Comune di Carpi. Agosto, settembre e ottobre 1904. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 321—330.
- VACCINO, A.: La malaria nel comune di Pezzana Vercellese. in: Atti Soc. per gli studi della malaria v. 6 1905 p. 197—206. — La malaria nel Vercellese con riguardo speciale al Comune di Stroppiana ed al lavoro dell'Associazione Nazionale dei medici condotti. Ibid. p. 207—216.
- VASSAL, J. J.: Sur un hématozoaire endoglobulaire nouveau d'un mammifère. in: Ann. Inst. Pasteur v. 19 1905 Nr. 4 p. 224—232.
- WATSON, M.: The effect of drainage and other measures on the malaria of Klang, Federated Malay States. in: Journ. tropic. Med. v. 8 1905 p. 100—104.

## II. Subkl.: *Neosporidia*.

### I. Ordu.: *Myxosporidia*.

- SCHUBERG, A. & O. SCHRÖDER: Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle. (*Myxobolus neurobius* n. sp. u. *Heugueyana nüsslini* n. sp.) in: Arch. f. Protistenk. v. 6 H. 1 p. 47—60 Taf. III.

### II. Ordu.: *Sarcosporidia*.

- SMITH, TH.: Further observations on the transmission of *Sarcocystis muris* by feeding. in: Journ. of med. research. v. 13 1905 Nr. 4 p. 429—430.

## IV. Kl.: *Infusoria*.

### I. Subkl.: *Ciliata*.

- DADAY, E. V.: *Nyctotherus piscicola* n. sp., ein neuer Fischbendoparasit aus Südamerika. in: Zool. Anz. v. 29 Nr. 8 1905 p. 233—238 4 Textfig.
- ENTZ, G.: A Quarnero Tintinnidai. in: Allatt. közlem. v. 3 (Budapest) 1904 p. 121—133 36 Textfig.

- HENDERSON, W. B.: Notes on the Infusoria of Freiburg in Breisgau. in: Zool. Anz. v. 29 Nr. 1 1905 p. 1—24 6 Textfig.
- JENNINGS, H. S.: cf. sub Protozoa. Allgemeines.
- KOSLOWSKY, J. J.: Zur Lehre von den Infusorien, die als Parasiten im Verdauungskanaale des Menschen vorkommen; ein Fall von *Balantidium coli* im Darms des Menschen. in: Arch. f. Verdauungskrankh. v. 11 1905 p. 31—57.
- RÖSSE, R.: Spezifische Sera gegen Infusorien. in: Arch. f. Hygiene v. 54 1905 p. 1—30. (Separatabdruck.)
- SCHUBERG, A.: Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. in: Arch. f. Protistenk. v. 6 H. 1 1905 p. 61—110 Taf. IV—V.

## II. Subkl.: *Suctorina*.

### Protisten von fraglicher systematischer Stellung.

#### I. *Spirochaeten*.

- (Fraglich, ob zu den Flagellaten oder Bakterien gehörig. Hier die Literatur über die Spirochaeten bei Recurrens, Tick-Fever, Angina Vincenti, Syphilis etc.)
- ANONYMUS: Einige beim Menschen gefundene Spirochaeten. in: Med. Klinik v. 1 1905 Nr. 28 p. 706 1 Taf.
- BABES, V. & J. PANEA: Über pathologische Veränderungen und Spirochaete pallida bei kongenitaler Syphilis. in: Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 28 1905 p. 865—869.
- BANDI, J. & F. SIMONELLI: Sulla presenza dello spirochaete pallido nel sangue e nelle manifestazioni secondarie dei sifilitici. in: Riforma med. v. 21 1905 Nr. 29 p. 791—792.
- BAYET: Le spirochaete de la syphilis. in: Journ. méd. de Bruxelles 1905 Nr. 25.
- BORDET, J.: Demonstration d'un spirille nouveau. in: Bull. Soc. roy. des Sci. méd. et nat. de Bruxelles v. 63 1905 p. 124.
- BORREL, A.: Infection vermineuse et Spirochètes chez les souris cancéreuses. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 770—771.
- BUSCHKE: Spirochaete pallida bei kongenitaler Syphilis. Mitteil. bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN-HOFFMANN in d. Berl. med. Gesellsch. cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 731.
- BUSCHKE & FISCHER: Über das Vorkommen von Spirochaeten in inneren Organen eines syphilitischen Kindes. in: Deutsche med. Wochenschr. 1905 p. 791—792. — Nachtrag hierzu ibid. Nr. 21 p. 839.
- CASTELLANI, A.: On the Presence of Spirochaete in two cases of ulcerated Parangi (Yaws). [Comm. to Brit. med. Assoc.] cf. Brit. med. Journ. 1905 v. 2 Nr. 4276 p. 468.
- DAVIDSOHN, C.: Spirochaetenfärbung mit Kresylviolett. in: Berl. klin. Wochenschr. v. 42 1905 Nr. 31 p. 985—986.
- ERDMANN & LIPSCHÜTZ: Spirochaete pallida bei Syphilis. Diskussion zum Vortrag KRAUS über Spirochaete pallida. in: Wien. klin. Wochenschr. v. 18 1905 Nr. 22 p. 593—594.
- FLEXNER, S. & H. NOGUCHI: On the occurrence of spirochaete pallida SCHAUDINN, in syphilis. in: The Med. News 1905 17. June 4 S. (Separatabdruck.)

- FRAENKEL, C.: Über das Vorkommen der *Spirochaete pallida* bei Syphilis. (Vortrag, gehalten am 7. Juni 1905 im Ver. d. Ärzte zu Halle.) in: Münch. med. Wochenschr. v. 52 1905 Nr. 24 p. 1129—1130.
- GIEMSA, G.: Bemerkungen zur Färbung der *Spirochaeta pallida* (SCHAUDINN). in: Deutsche med. Wochenschr. v. 31 1905 Nr. 26 p. 1026—1027.
- HERXHEIMER, K.: Über die Beziehungen der *Spirochaete pallida* zur Syphilis. in: Med. Klinik 1905 Nr. 23 p. 1—5. (Separatabdruck.)
- HERXHEIMER, K. & H. HÜBNER: Über Darstellungsweise und Befund der bei Lues vorkommenden *Spirochaete pallida*. in: Deutsche med. Wochenschr. v. 31 1905 Nr. 26 p. 1023—1026 1 Textfig.
- HOFFMANN, E.: Weitere Mitteilungen über das Vorkommen der *Spirochaete pallida* bei Syphilis. (Vortrag in d. Gesellsch. d. Charitéärzte vom 8. Juni 1905.) in: Berl. klin. Wochenschr. 1905 Nr. 32 p. 1022—1024 1 Textfig.
- : Nachtrag zu der Arbeit von F. SCHAUDINN u. E. HOFFMANN über *Spirochaete pallida* bei Syphilis etc. in: Berl. klin. Wochenschr. v. 42 1905 Nr. 23 p. 726.
- : Über das Vorkommen von *Spirochaeten* bei ulcerierten Karzinomen. in: Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 28 1905 p. 880.
- HORAND, R.: Les *spirochaetes* de SCHAUDINN et HOFFMANN et les formes évolutives de l'hémoprotiste de la syphilis. in: Lyon médical 1905 4 juin 88. (Separatabdruck.)
- JACQUET: *Spirochaete pallida*. (Notiz in: Soc. méd. des hôpitaux, Séance du 19. Mai.) cf. Gaz. des hôp. 1905 Nr. 59 S. 702.
- JENSEN, W.: Über den Befund von *Spirochaete pallida* (SCHAUDINN). in: Hospitalstidende 1905 Nr. 25.
- KIOLEMNODOLOV, B. & F. V. CUBE: *Spirochaete pallida* (SCHAUDINN) und Syphilis. in: Münch. med. Wochenschr. 1905 Nr. 27 p. 1275—1276.
- KLINGMÜLLER: Zur Diskussion über *Spirochaete pallida*. cf. SIEBERT.
- KRAUSE: Zur Diskussion über *Spirochaete pallida*. cf. SIEBERT.
- KRAUS, R.: Über die ätiologische Bedeutung der *Spirochaete pallida*. (Vortrag in der k. k. Ges. d. Ärzte in Wien.) cf. Wien. klin. Wochenschr. v. 18 1905 Nr. 22 p. 592—593.
- : Über experimentelle Syphilis bei Affen. in: Med. Blätter v. 28 1905 p. 99.
- LAFFORGUE: A propos du typhus récurrent en Tunisie. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 496.
- LASSAR, O.: Über neuere Protozoenbefunde (NB. bei Syphilis; Referat über SIEGEL, SCHAUDINN & HOFFMANN u. DOEHLE). in: Berl. klin. Wochenschr. v. 42 1905 Nr. 23 p. 722—724.
- LAVEHAN, A. & VALLÉE: Sur un cas de transmissions par des ixodes de la spirilliose et de la piroplassmose bovine. in: C. R. Ac. Sci. Paris 1905 (5 juin) p. 1515.
- LEHMANN, Die neueste Forschung über Infektionskrankheiten. [Malaria, Trypanosomen, *Spirochaeten* etc.] (Vortrag in der 2. Landesvers. des bayer. Medizinalbeamtenvereins.) cf. Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 24 1905 p. 1171.
- LEINER, R.: Demonstration von SCHAUDINN'schen *Spirochaeten* im Pemphignsinhalt eines hereditär-syphilitischen Kindes. (in: Ges. f. inn. Medizin, Wien, Sitzung v. 15. Juni.) cf. Wien. klin. Wochenschr. v. 18 Nr. 29 1905 p. 791.
- LEVADITI, C.: Syphilis congénitale et *Spirochaete pallida* SCHAUDINN. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 845—847.

- LEVADITI, C. & F. LANGE: La spirillose du lapin. Mécanisme de la crise. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 843—844.
- LOEWENTHAL, W.: Spirochaete pallida bei Syphilis. Mitteil. bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN & HOFFMANN in d. Berl. med. Ges. cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 732.
- MACKIE, P. F.: Vincents Angina and the bacillus fusiformis. in: Lancet 1905 v. 2 Nr. 2 p. 110—111.
- MARZANO, G.: La vaccinazione nella Sifilide. Roma („Editrice Roma“) 1905 8° 7 S.
- MASSEY, A. Y.: Spirillosis in Portuguese Westafrika. in: Journ. trop. Med. v. 8 1905 Nr. 15 p. 225.
- MCWEENEY, E. J.: Spirochaetae in Syphilis. in: Brit. med. Journ. Nr. 2319 1905 p. 1262—1263 1 Textfig.
- METSCHNIKOFF, E.: La syphilis expérimentale. (Revue.) in: Bnll. Inst. Pasteur v. 3 1905 H. 12 p. 480—497, H. 13 p. 537—546.
- METSCHNIKOFF, E. & ROUX: Recherches microbiologiques sur la syphilis. in: Bull. Acad. Med. Paris 1905 Nr. 20 p. 468—476. cf. anch Bnll. médical v. 19 Nr. 38 1905 p. 441—443.
- MORITZ, O.: Über einen Spirochaetenbefund bei schwerer Anämie und karzinomatöser Lymphangitis. in: St. Petersburger Med. Wochenschr. 1905 Nr. 20.
- NICOLLE, C. & C. COMTE: Sur une nouvelle spirillose. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 59 Nr. 26 1905 p. 200—202.
- NOBÉCOURT, LEVADITI & DARRE: Syphilis congénitale et Spirochaete pallida SCHAUDINN. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 1021—1023.
- NORGERATH, C. T. & R. STAEBELIN: Zum Nachweis der Spirochaete pallida im Blut Syphilitischer. in: Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 52 Nr. 31 1905 p. 1481.
- OPPENHEIM, M.: Spirochaete pallida bei Syphilis. Diskussion z. Vortrag von KRAUS über Sp. pallida. in: Wien. klin. Wochenschr. v. 18 1905 Nr. 22 p. 594.
- OPPENHEIM, M. & O. SACHS: Eine einfache und schnelle Methode zur deutlichen Darstellung der Spirochaete pallida. in: Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 31 1905 Nr. 29 (20. Juli) S. 1156.
- PALTAUF: Spirochaete pallida bei Syphilis. Diskussion zum Vortrag KRAUS über Sp. pallida. in: Wien. klin. Wochenschr. v. 18 1905 Nr. 22 p. 593.
- PASIALIS, G. DE: Spirochaete pallida e diagnosi dell' infezione sifilitica. in: Policlinico 1905 17 S. (Separatabdruck.)
- PASCHEN, E.: Demonstration der Spirochaete pallida. (Vortrag im ärztl. Ver. zu Hamburg am 2. Mai 1905.) cf. Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 19 1905 p. 932—933.
- PIELCKE, O.: Spirochaete pallida bei Syphilis. (Mitteil. bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN-HOFFMANN in der Berl. med. Ges.) cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 731—732.
- PLAUT, H.: Le bacille fusiforme et le Spirillum spirochaetae dans les angines nécrotiques. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 805—806.
- PLEHN, A.: Bemerkungen bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN-HOFFMANN über Spirochaete pallida in der Berl. med. Ges. cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 733.
- PLOEGER, H.: Die Spirochaeten bei Syphilis. in: Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 29 1905 p. 1381—1384.

- PROCA, G. & V. VASILESCU: Sur un procédé de coloration rapide du *Spirochaete pallida*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 1044—1045.
- RAUBITSCHK, H.: Über einen Fund von *Spirochaete pallida* im kreisenden Blut. in: Wien. klin. Wochenschr. v. 18 Nr. 28 1905 p. 752—753.
- RECKZEH: *Spirochaete pallida* bei Syphilis. (Mitteil. bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN-HOFFMANN in d. Berl. med. Ges.) cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 733.
- REICHE: Die PLAUT-VINCENT'sche Angina. in: Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 33 1905 p. 1581.
- REITMANN, K.: Zur Färbung der *Spirochaete pallida* SCHAUDINN. in: Deutsche med. Wochenschr. v. 31 Nr. 25 1905 p. 997.
- RILLE: Über *Spirochaeten*befunde bei Syphilis. in: Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 29 1905 p. 1377—1381 1 Taf.
- RILLE & VOCKERODT: Weitere *Spirochaeten*befunde bei Syphilis. in: Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 34 1905 p. 1620—1623 1 Textfig.
- SALMON, P.: Présence du *Spirochaete pallida* chez un enfant syphilitique héréditaire. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 883—884.
- SCHAUDINN, F. & E. HOFFMANN: Über *Spirochaete pallida* bei Syphilis und die Unterschiede dieser Form gegenüber anderen Arten dieser Gattung. (Vortrag in d. Berl. med. Ges. am 17. Mai 1905.) in: Berl. klin. Wochenschrift v. 42 1905 Nr. 22 p. 673—675 1 Textfig.
- SCHRIDDE, H.: *Spirochaeten*befunde bei einem Falle von kongenitaler Syphilis (Vortrag im ärztl. Verein zu Marburg am 19. Juli 1905.) cf. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 52 Nr. 32 1905 p. 1563—1564.
- SCHULZE, W.: Bemerkungen bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN-HOFFMANN über *Spirochaete pallida* in d. Berl. med. Ges. cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 733.
- SIEBERT: Demonstration von *Spirochaete pallida*. (In der Med. Sekt. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur zu Breslau am 30. Juni.) cf. Berl. klin. Wochenschr. 1905 Nr. 34 p. 1091. [Diskussion: KLINGMÜLLER, KRAUSE.]
- SPITZER, L.: Über *Spirochaeten*befunde im syphilitischen Gewebe. in: Wien. klin. Wochenschr. 1905 Nr. 31.
- THEISING, C.: *Spirochaete pallida* bei Syphilis. (Mitteil. bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN-HOFFMANN in d. Berl. med. Ges.) cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 732.
- : Kritische Bemerkungen zur *Spirochaete pallida* bei Syphilis. in: Münch. med. Wochenschr. 1905 Nr. 28 p. 1337—1338 3 Textfig.
- TSCHLENOW, M.: *Spirochaete pallida* bei Syphilis. [Russisch.] in: Russk. Wratsch 1905 Nr. 24.
- VINCENT: Bemerkungen über die „Angine à bacilles fusiformes“. in: Münch. med. Wochenschr. v. 52 Nr. 27 1905 p. 1287—1289.
- VINCENT, H.: Über die Entdeckung der durch den *Bacillus fusiformis* verursachten Angina. in: Deutsche med. Wochenschr. v. 31 Nr. 28 1905 p. 1119.
- : Sur les propriétés pyogènes du bacille fusiforme. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 772—774.
- : Étiologie des stomatites secondaires, particulièrement de la stomatite mercurielle. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 774—775.
- : Sur la morphologie du bacille fusiforme. Réponse à M. PLAUT. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 806—807.

- VOLK, R.: *Spirochaete pallida* bei Syphilis. Diskussion zum Vortrag KRAUS über *Sp. pallida*. in: Wien. klin. Wochenschr. v. 18 1905 Nr. 22 p. 593.
- VUILLEMIN, P.: Sur la dénomination de l'agent présumé de la syphilis. in: C. R. Acad. Sci. Paris v. 140 1905 (5 juin).
- WEICHELDMANN: *Spirochaete pallida* bei Syphilis. (Mitteil. bei der Diskussion zum Vortrag SCHAUDINN-HOPPMANN in d. Berl. med. Ges.) cf. Berl. klin. Wochenschr. v. 42 Nr. 23 1905 p. 732.
- WEICHELDMANN, W. & W. LORWENTHAL: Untersuchungen über die SCHAUDINN-HOPPMANN'schen Spirochaetenbefunde in syphilitischen Krankheitsprodukten. in: Med. Klinik v. 1 Nr. 26 p. 657—658.
- ZABOLOTNY, D.: Spirochaeten bei Syphilis. (Russisch.) in: Wratsch v. 4 1905 Nr. 23 p. 741—742 3 Textfig.

## II. *Leishman-Donovan-Körper.*

(Fraglich, ob zu den Hämosporidien oder Trypanosomen gehörig. Hier die Literatur über Kala-Azar, Splenomegalie, Orientheule, Aleppoheule etc.)

- DONOVAN, C.: Human piroplasmiasis. in: Lancet 1905 v. 1 p. 155.
- HERXMEIMER, K. & W. BORNEMANN: Über die Orientheule. in: Verh. d. V. Internat. Dermatol.-Kongr. Bd. II 1905 p. 1—17. (Separatabdruck.)
- JAMES, S. P.: Oriental or Delhi sore. in: Scientif. mem. by off. of the med. a. sur. Departm. of the Governm. of India N. Ser. 1905 Nr. 13 16 p. 1 Taf.
- LEISHMAN, W. B. & J. C. B. STATHAM: The development of the LEISHMAN body in cultivation. in: Journ. Roy. Army Med. Corps v. 4 1905 p. 321—334 1 Taf.
- MACKIE, P. F.: LEISHMAN-DONOVAN Disease. in: Lancet 1905 v. 2 Nr. 3 p. 185.
- MESNIL, F.: Le Protozoaire du bouton d'Orient. in: C. R. des Séances du VI. Congr. internat. de Zool. Genève (W. Kündig & fils) 1905 8<sup>o</sup> p. 384.
- ROGERS, L.: The conditions affecting the development of flagellated organisms from LEISHMAN Bodies and their bearing on the probable mode of infection. in: Lancet 1905 v. 1 p. 1484—1486.
- TURNER, W.: Pemphigus contagiosus containing LEISHMAN Bodies. in: Journ. Roy. Army Med. Corps 1905 (March).

## III. *Diverse*

(andere Protozoen, die zur Zeit im System nicht sicher untergebracht werden können).

- CAULLERY, M. & F. MESNIL: Deux parasites coelomiques d'Annelides. 1. *Pelmato-sphaera polycirri*. 2. *Sphaeractinomyxon stolzi*. in: C. R. des Séances du VI. Congrès internat. de Zool. Genève (W. Kündig & fils) 1905 8<sup>o</sup> p. 383.
- : Phénomènes de sexualité dans le développement des actinomyxidies. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 889—891.
- CRAWLEY, H.: *Coelosporidium Blattellae*, a new Sporozoan Parasite cf. *Blattella Germanica* (Prelim. Note). in: Proceed. Acad. Natural. Sci. Philadelphia 1905 p. 158—161 6 Fig.
- KRASSILSHCHNIK, J.: Sur l'évolution de la *Mikroklossia prima* (première et deuxième phase). in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 736—739.
- PÉREZ, Ch.: Nouvelles observations sur le *Blastulidium paedophthorum*. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 1027—1029.



## Pseudo-Protozoen?

(Hier Literatur über die fraglichen Erreger der Vaccine, Variola, Lyssa, Scharlach, Maul- und Klauenseuche, Syphilis, der perniciosen Geschwülste etc., soweit sie von den Autoren für Protozoen gehalten werden.)

- BENDA, C.: Über die parasitäre Theorie des Krebses. in: *Med. Klinik* v. 1 1905 p. 414—423.
- BONHOFF: Studien über den Vaccine-Erreger. in: *Sitzber. d. Ges. z. Beförd. der ges. Naturw. zn Marburg* 1905 Nr. 4 p. 53—67 2 Taf.
- BOSC, F. J.: Recherches sur le molluscum contagiosum. — Recherches sur les inclusions cellulaires et les lésions plasmosomiques du molluscum contagiosum. in: *C. R. Soc. Biol. Paris* v. 58 1905 p. 797—800 2 Textfig.
- : Les maladies bryocytiques (maladies à protozoaires. III.) La variole et son parasite (*Plasmodium variolae*). in: *Centralbl. f. Bakter. Abt. I (Orig.)* v. 39 H. 3 1905 p. 247—253 2 Taf. 12 Textfig.
- DOEHLE, P.: Über Blutbefunde bei Syphilis, Masern und Pocken. in: *Med. Klinik* v. 1 1905 p. 590—592.
- EWING, J.: The structure of vaccine bodies in isolated cells. in: *Journ. Med. Research Boston* v. 13 1904/05 p. 233—251 6 Taf.
- FARMER, J., MOORE, J. E. S. & C. C. WALKER: On the Resemblances existing between the „Plimmer's Bodies“ of Malignant Growths and certain Normal Constituents of Reproduction Cells of Animals. in: *Proceed Royal Soc. Ser. B* v. 76 1905 p. 230—234 9 Textfig.
- GREENOUGH, R. B.: On the nature of the cell inclusions of cancer. in: *Journ. Med. Research Boston* v. 13 1904/05 p. 137—166 6 Taf.
- HANSEMAN, v.: Was wissen wir über die Ursache der hörsartigen Geschwülste. in: *Berl. klin. Wochenschr.* v. 42 1905 p. 313, 361.
- HUNTER, J. W.: On the etiology of variola. in: *Charlotte Med. Jour.* v. 26 1905 p. 89—91.
- JÜRGENS: Über die diagnostische und ätiologische Bedeutung der Variolakörperehen. in: *Charité-Annalen* v. 29 1905 p. 1—11 (Separatabdruck).
- LEYDEN, E. von: Über die parasitäre Theorie in der Ätiologie der Krebse. in: *Berl. klin. Wochenschr.* v. 42 1905 p. 345—359.
- LÖWIT, M.: Der Nachweis sichelförmiger Gebilde im myelämischen Blute bei Giemsa-Färbung. in: *Centralbl. f. Bakter. Abt. I (Orig.)* H. 3 1905 p. 274—276 1 Taf.
- LUTAUD, L'étiologie et la transmissibilité du cancer. in: *Journ. de méd. de Paris* 2. sér. v. 17 1905 p. 60—62.
- MALLORY, F. B.: Cyclosterion scarlatinale. in: *Journ. of med. Research.* v. 13 1905 Nr. 4 p. 427.
- MARESC, R.: Über die feinere Struktur der Negri'schen Körperchen. in: *Wiener klin. Wochenschr.* 1905 Nr. 25.
- NEGRU, A.: Sull' eziologia della rabbia. in: *Bollet. Soc. Med. Chir. di Pavia* 1905 (30. Giugno) p. 1—15 1 Taf. (Separatabdruck).
- ORTH, J.: Die Morphologie der Krebse und die parasitäre Theorie. in: *Berl. klin. Wochenschr.* v. 42 1905 p. 281, 326.
- PROWAZEK, S.: Untersuchungen über das Wesen des Vaccineerregers. in: *Deutsche med. Wochenschr.* v. 31 1905 Nr. 19 p. 752—754.

- REMLINGER et NOURI: Le virus vaccinal traverse la bongie Berkefeld V. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 895—896.
- SALMON, P.: Diagnostic expérimental de la variole et de la varicelle. in: C. R. Soc. Biol. Paris v. 58 1905 p. 262—264.
- SCHIFFMANN, J.: Zur Kenntnis der Negri'schen Körperchen bei der Wutkrankheit. in: Wiener klin. Wochenschr. 1905 Nr. 25.
- SCHRUMPF, P.: Über die als Protozoen beschriebenen Zelleinschlüsse bei Variola. [Inaug.-Dissertation.] Straßburg 1905 8°.
- SCHÜLLER, M.: Über die protozoischen Erreger der Syphilis. in: Deutsche Ärzte-Zeitung H. 12 1905.
- SCHULZE, F. E.: Cytoryctes luis SIEGEL. in: Berl. klin. Wochenschr. v. 42 1905 Nr. 21 p. 653—654.
- SCHULZE, W.: Impfungen mit Cytoryctes luis an Kaninchenaugen. in: Med. Klinik v. 1 1905 p. 466.
- SIEGEL, J.: Zur Ätiologie der Syphilis. in: Med. Klinik v. 1 1905 p. 94.
- : Neue Untersuchungen über die Ätiologie der Syphilis. in: Münch. med. Wochenschr. 1905 Nr. 28 S. 1321—1323 4 Fig. Nr. 29 S. 1384—1386 1 Taf.
- : Bericht über gelungene Übertragung der Maul- und Klauenseuche auf Kaninchen. in: Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 52 1905 p. 1574—1575.
- STILES, Ch. W.: A zoological investigation into the cause, transmission and source of Rocky Mountain „spotted fever“. Bnll. Nr. 20 of Treas. Dept. Mar. Hosp. Serv. Hyg. Laborat. Washington 1905 p. 121 8°.
- SÜPFLE, R.: Beiträge zur Kenntnis der Vaccinekörperchen. [Inaug.-Dissertation.] Heidelberg (C. Winter) 1905 8°.
- WASIELEWSKI, TH. v.: Über die Technik des Gnarnieri'schen Impfexperimentes und seine Verwendung zum Nachweis von Vakzineerregern in den inneren Organen von Impftieren. in: Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 52 1905 Nr. 25 p. 1189—1192.
- ZACCARIA, A.: Sulla presenza e distribuzione dei corpi di Negri in un caso di rabbia umana. in: Ann. d'igiene speriment. v. 15 n. ser. fasc. II 1905 p. 151—158.

Vervollständigung von Seite 2 des Umschlages

Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. I. Trachymedusen.  
Mit Tafel IX—XII. I. Preis 12 M. V. Preis 10 M. Abnehmer des  
gesamten Werkes 25 M.

**Dr. phil. L. S. Schultze**, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-  
Expedition 1898—1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text.  
Einzelpreis 4 M. V. Preis 3 M.

**Dr. phil. Paul Schmidt**, Beiträge zur Kenntnis der auf den Seychellen  
lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV—XXI. Einzelpreis  
16 M. V. Preis 12 M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die Obligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition  
nebst Erörterung der Terrioleulauna ozeanischer Inseln, insbesondere  
der Inseln des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geo-  
graphischen Skizze. Einzelpreis 4 M. V. Preis 3 M.

**Joh. Thiele**, Pronemena Vaidylae n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis  
3 M. V. Preis 2,50 M.

**K. Möbius**, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899.  
Mit Tafel XXIV—XXX. Einzelpreis 15 M. V. Preis 12,50 M.

**Günther Enderlein**, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition  
besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachniden der  
Kerguelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul  
und Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzel-  
preis 17 M. V. Preis 15 M.

**Bd. IV.**

**Hexactinellidae** bearbeitet von Fr. E. Schulze, Professor in Berlin. Mit  
einem Atlas von 52 Tafeln. Preis 120 Mark.

Band VI des Unternehmens mit dem Namen *Hexactinellidae*.

**Bd. V.**

**Johannes Wagner**, Anatomie des *Palaeopneustes niasiensis*. Mit 8 Tafeln  
und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis 20 Mark. V. Preis 17 Mark.

**Bd. VI.**

**Brachyura** bearbeitet von Dr. Franz Doflein, Privatdozent an der Universität  
Münster. II. Konservator der zoologischen Staatssammlung. Mit 58 Tafeln,  
einer Texttafel und 68 Figuren und Karten im Text. Preis 120 Mark.

**Bd. VII.**

**v. Martens und Thiele**, Die beschalteten Gastropoden d. deutschen Tiefsee-  
Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof.  
v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger  
Gastropoden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im  
Text. Einzelpreis 32 M. V. Preis 26 M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-  
Expedition. Mit Tafel X—XIII. Einzelpreis 13 M. V. Preis 11 M.

**Dr. Emil von Marenzeller**, Steinkorallen. Mit 5 Tafeln. Einzelpreis  
16 M. V. Preis 12 M.

**Franz Ulrich**, Zur Kenntnis der Luftröhre bei *Diomedea exulans* und  
*Diomedea fuliginosa*. Mit Tafel XIV—XXII. Einzelpreis 9 M. V. Preis  
7,50 M.

**Ant. Reichenow**, Übersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition ge-  
sammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes 4 M.

**Bruno Jurich**, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit  
6 Tafeln. Preis 13 M.

**Bd. VIII.**

**Joh. Thiele**, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des  
gesamten Werkes 8,50 M.

Ferner erscheint Band IV des Unternehmens mit dem Namen *Leptostraken*.

**Bd. X.**

**F. Zirkel und R. Reinisch**, Petrographie. I. Untersuchung des vor  
Enderby-Land gedrehten Gesteinsmaterialies. Mit 1 Tafel und 6 Abbil-  
dungen im Text. Einzelpreis 3 Mk. V. Preis 2,50 Mk.

**Kapitän W. Snelse**, Das Wiederauffinden der Bouvet-Insel durch die deutsche  
Tiefsee-Expedition. Mit 9 Tafeln und 1 Textabbildung. Einzelpreis 18 M.  
V. Preis 16 M.

Zur Annäherung des ganzen umfangreichen Unternehmens in mehreren  
Fasen sind die Bildtafeln einzeln oder auch mit einer oder mehreren  
Abbildungen, um mit dem Werk einen Fortschritt zu machen. Der Preis  
des Unternehmens zu erwerben, dessen Zweck erreicht ist. Der Preis  
der einzelnen Hefen ist bestimmt, wie durch die Vervielfachung, welche die  
Käufer des ganzen Unternehmens abgeben können.

# Fauna Arctica.

Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen,  
mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes  
auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das  
Nördliche Eismeer im Jahre 1898.

Unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen

herausgegeben von

**Dr. Fritz Römer** und **Dr. Fritz Schaudinn**  
in Frankfurt a. M. in Hainensee bei Berlin.

Bisher erschienen:

## Band I.

Inhalt: 1. F. Römer, F. Schaudinn, E. Schuchmann, Pflanzen-Wachstum und  
Reife-Vegetation. Mit 2 Karten und 12 Abbildungen u. Text. 2. F. E. Schulze,  
Die Hexactinelliden. Mit 4 Tafeln. 3. J. Thiele, Die Radiolarien. Mit  
Illustrationen u. Text. Mit 1 Tafel. 4. O. v. Linstow, Die Nematoden. Mit  
2 Tafeln. 5. H. Ludwig, Arktische Insektenfauna. Mit 1 Tafel. 6. W. Kükenthal,  
Die Wanzen. Mit 12 Abbildungen u. Text. 7. C. Schaeffer,  
Die Käferfauna der arktischen Gollumbien. 8. J. A. Grzeg., Die  
Orthopteren der Arktis. Mit Textfiguren. 9. W. Weltner, Die Lepidopteren  
der Arktis. Mit 1 Tafel und 1 Textfigur. 10. F. Doffels, Die  
Dipterenfauna der Arktis. Mit 1 Tafel. 11. K. F. Müller, Die  
Hymenopteren der Arktis. Mit 5 Textfiguren. 12. W. May,  
Die Arktische Subholarctische und holarctische Aiderassen.  
Mit 3 Textfiguren. 13. C. Zimmer, Die arktische Fischfauna.  
Mit 3 Textfiguren. 14. H. Ludwig, Arktische Seeinsekten. 15. O. Bidschup,  
Die Krebstiere. 1. Teil. Die Krustaceen. 2. Teil. Die Kieferfüßer.  
Mit 2 Tafeln. Der Preis des ersten Bandes beträgt: 58 Mark.

## Band II.

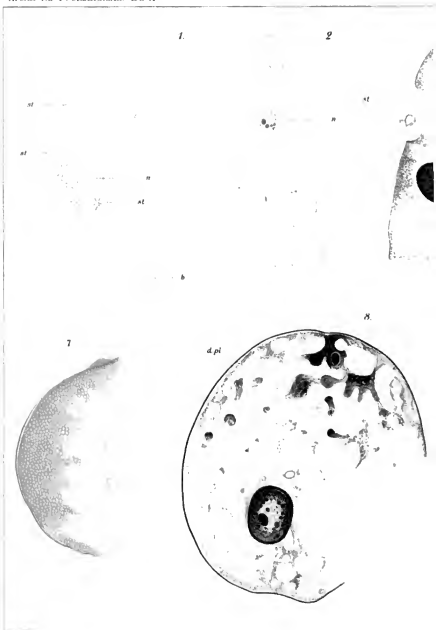
Inhalt: 1. H. Ide, Die arktischen Fische (Pisces) und deren Fortpflanzung.  
2. K. Möbius, Arktische und subarktische Plutei. Mit 1 Karte.  
3. E. Ehrenbaum, Die Eidechsen. 4. F. Römer, Die Störche. 5.  
F. Schaudinn, Die Vögel. 6. A. Pagenslecher, Die arktischen  
Insekten. 7. H. Klaer, Die arktischen Insekten. 8. J. K. Müller,  
Die Hymenopteren. 9. H. Friese, Die Hymenopteren. 10. A. Mrazek,  
Die Hymenopteren. 11. G. Breddin, Die Hymenopteren. 12. G. Breddin,  
Die Hymenopteren. 13. G. Breddin, Die Hymenopteren. 14. G. Breddin,  
Die Hymenopteren. 15. G. Breddin, Die Hymenopteren. Der Preis  
des zweiten Bandes beträgt: 60 Mark.

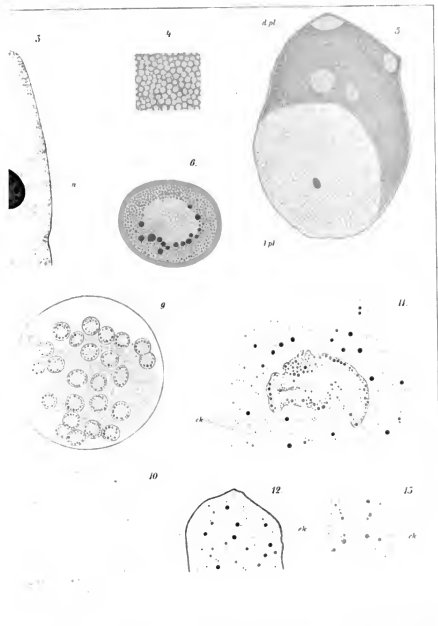
## Band III.

Inhalt: 1. F. Zschokke, Die arktischen Crustaceen. 2. O. Bürger, Die  
Arktische Fauna. 3. Fritz Römer, Die Arktische Fauna. 4. Robert Hart-  
meyer, Die Arktische Fauna. 5. Fritz Römer, Die Arktische Fauna. 6. Fritz  
Zimmer, Die arktische Seeinsekten. 7. Fritz Römer, Die Arktische  
Fauna. 8. Fritz Römer, Die Arktische Fauna. 9. Fritz Römer, Die  
Arktische Fauna. 10. Fritz Römer, Die Arktische Fauna. 11. Fritz  
Römer, Die Arktische Fauna. 12. Fritz Römer, Die Arktische Fauna.  
Der Preis des dritten Bandes beträgt: 56 Mark.

## Band IV. Erste Lieferung.

Inhalt: 1. Carl Trüggardh, Die arktische Fauna. 2. Carl Trüggardh, Die  
Arktische Fauna. 3. Carl Trüggardh, Die Arktische Fauna. 4. Carl  
Trüggardh, Die Arktische Fauna. 5. Carl Trüggardh, Die Arktische  
Fauna. 6. Carl Trüggardh, Die Arktische Fauna. 7. Carl Trüggardh,  
Die Arktische Fauna. 8. Carl Trüggardh, Die Arktische Fauna. 9. Carl  
Trüggardh, Die Arktische Fauna. 10. Carl Trüggardh, Die Arktische  
Fauna. 11. Carl Trüggardh, Die Arktische Fauna. 12. Carl Trüggardh,  
Die Arktische Fauna. Der Preis des vierten Bandes beträgt: 30 Mark.





1



2



3



7



11



3



a

ms

d

ac

ms

13

b

ms

ac

14

c

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

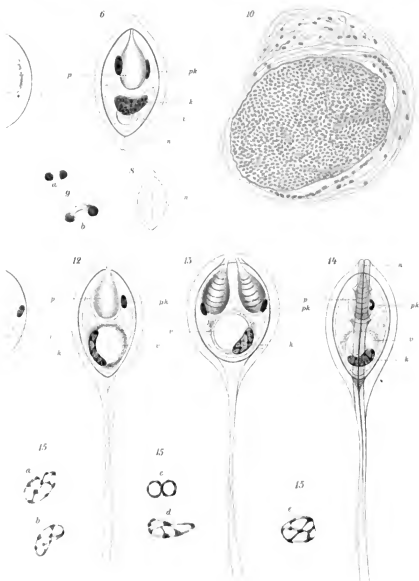
31

32

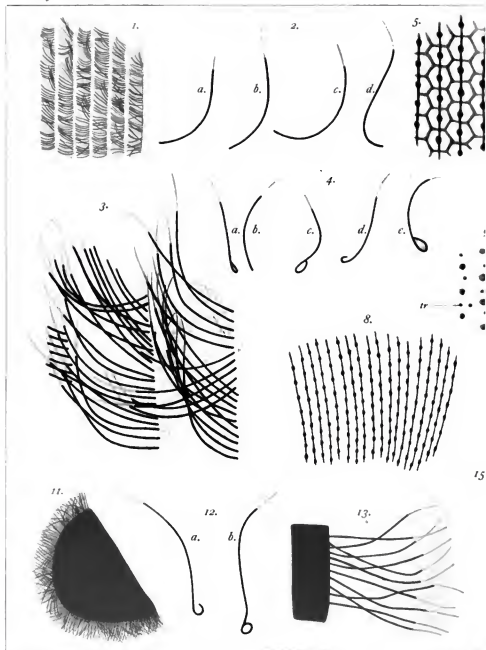
33

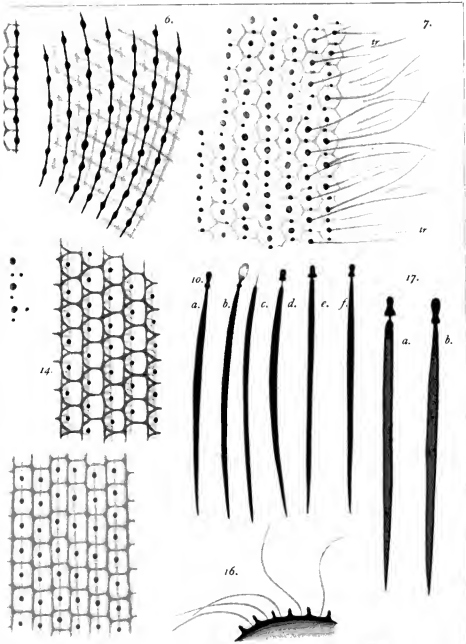
34

35









18.

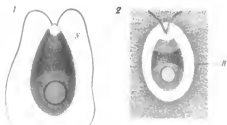


19.



20.

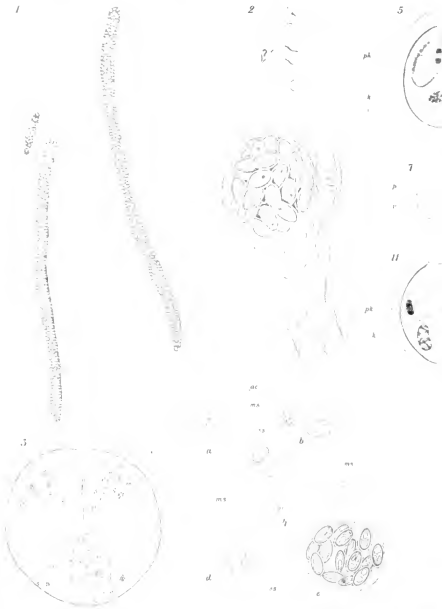


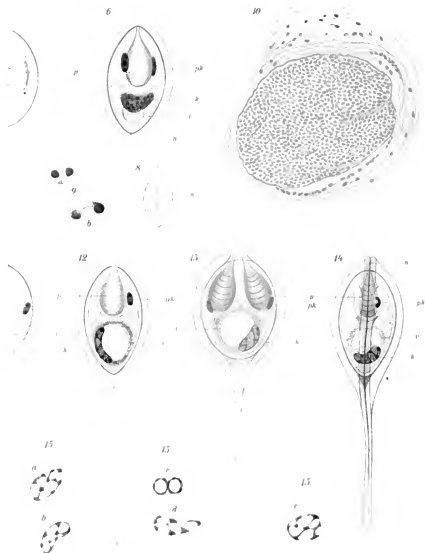


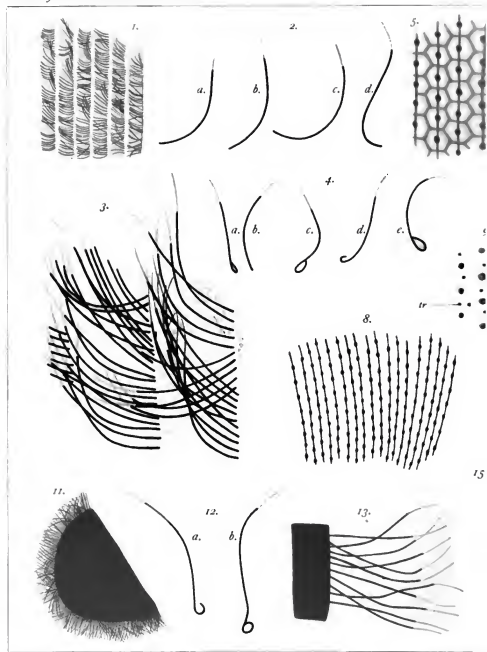
18

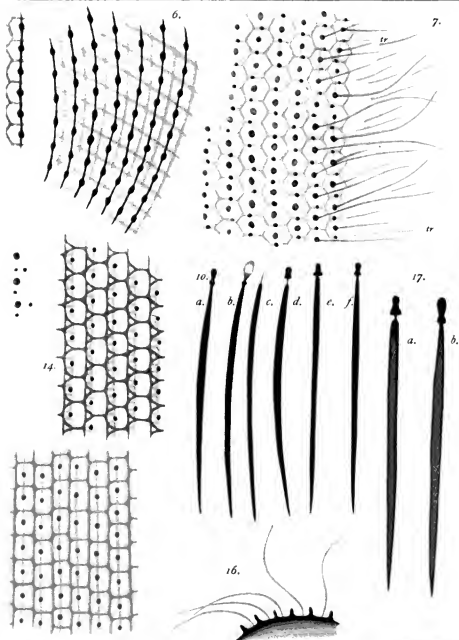
19













18.

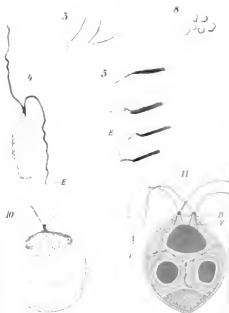
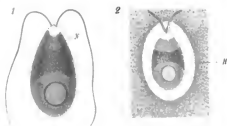


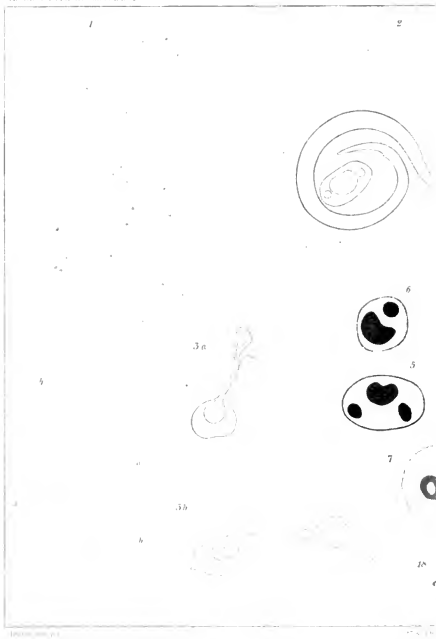
19.

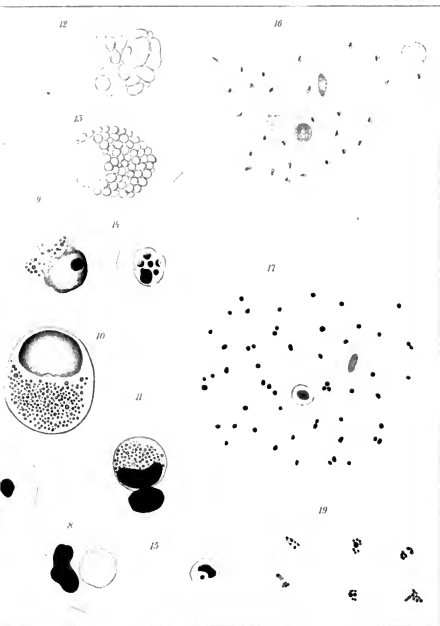


20.







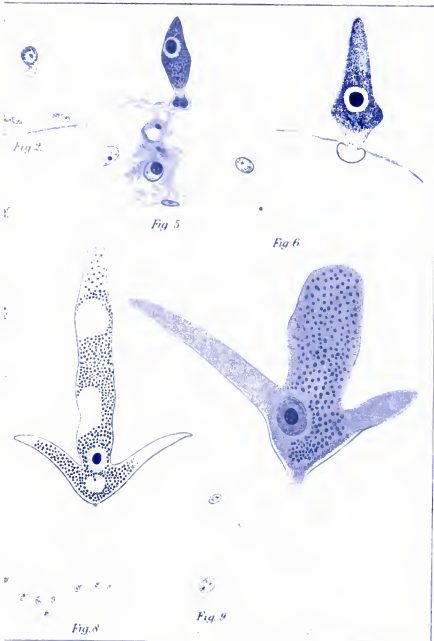


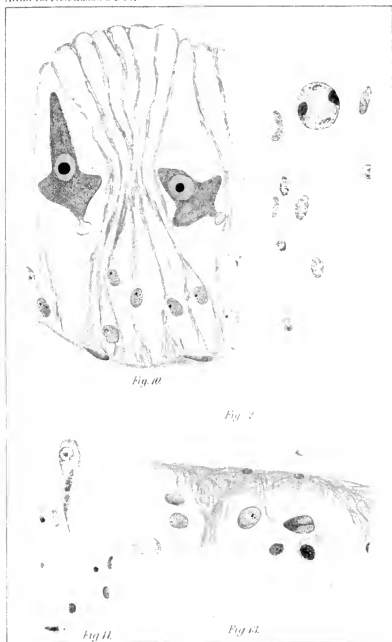




A. Serebri del.

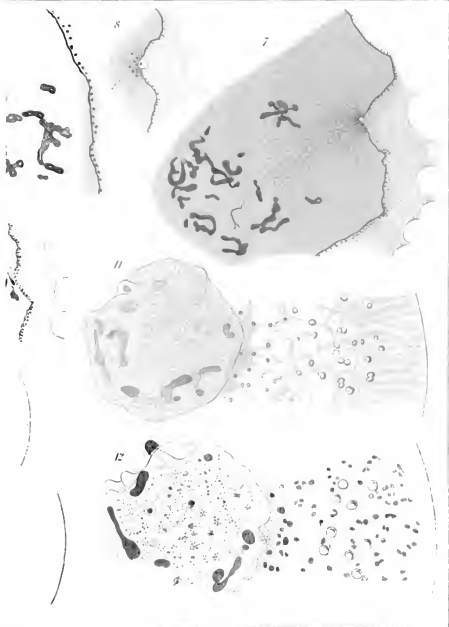
Verlag von Gustav

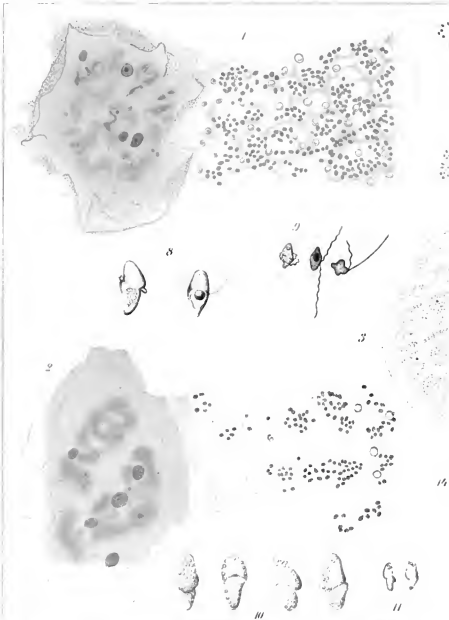


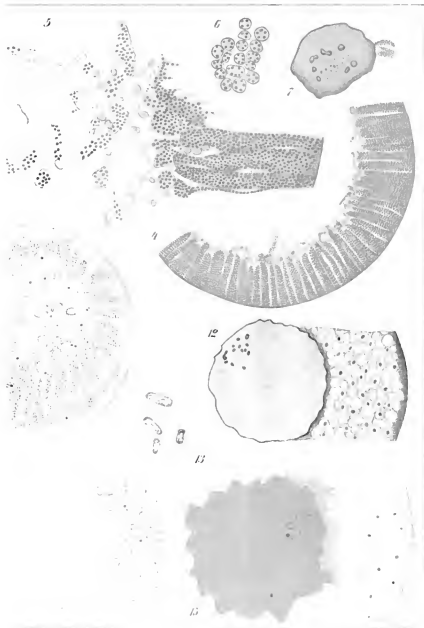


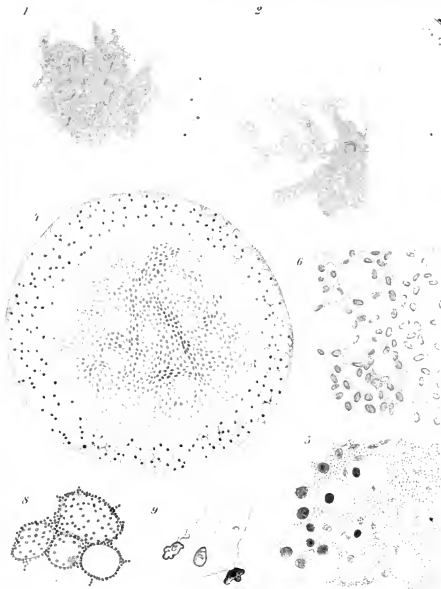








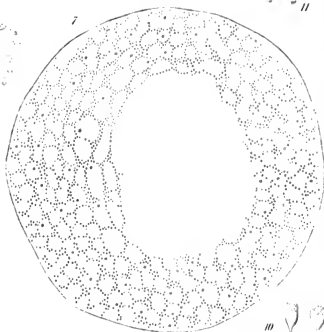




5

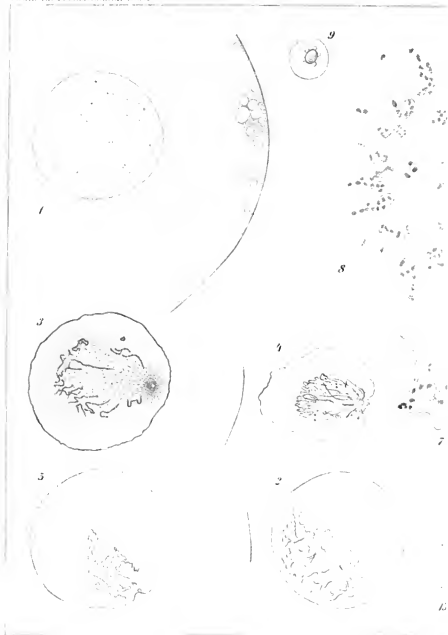


11



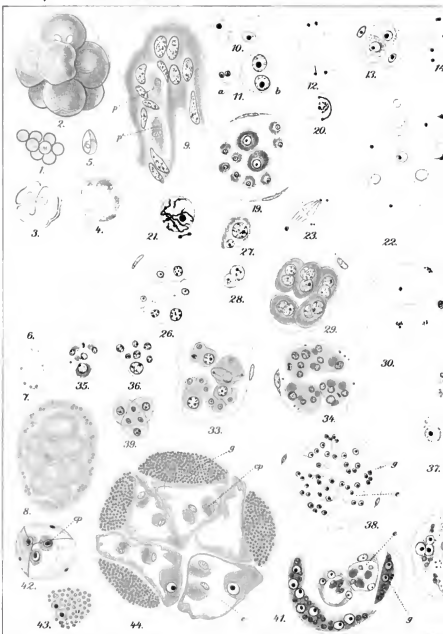
10

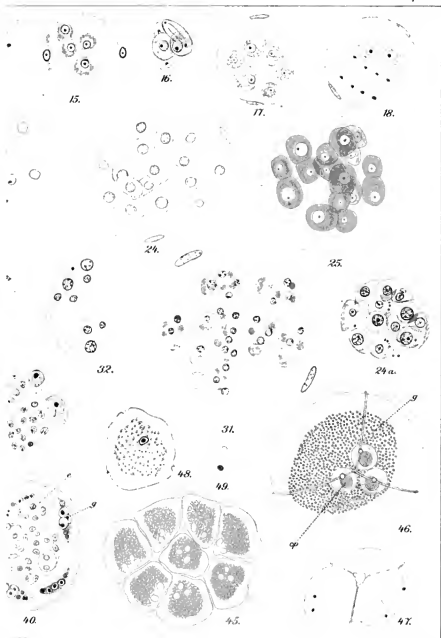
sehen

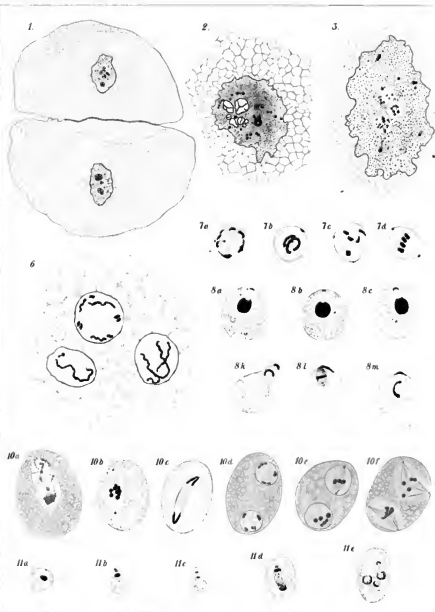






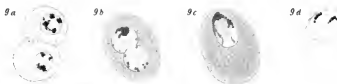
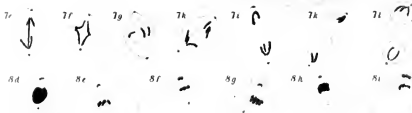
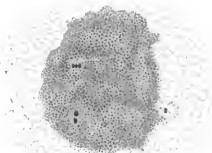






4

5











3 2044 093 333 441

Return this book on or before the last  
date stamped below

Library Bureau Cat. no. 1174



